Revue suisse Zool.	Tome 80	Fasc. 2	p. 473-515	Genève, août 1973

Biologie et Cytologie de cinq espèces du genre *Lonchoptera* Meig. (Dipt.) dont l'une est parthénogénétique et les autres bissexuées, avec quelques remarques d'ordre taxonomique

par

François BAUD *

Avec 1 planche, 46 figures et 2 tables.

SOMMAIRE

* Institut de Biologie Animale, Université de Lausanne.

I. INTRODUCTION

La famille des Lonchopteridae, Diptères de petite taille dont l'unique genre *Lonchoptera* est largement répandu, a été mentionnée par Meigen en 1800 déjà sous le nom de Musidoridae. C'est en 1803 que cet auteur désigne ce groupe sous son nom actuel et c'est en 1960 que la Commission Internationale de Nomenclature statue définitivement pour le terme de « Lonchopteridae » (Melville, 1960).

Parmi les travaux relativement peu nombreux qui ont été publiés sur la systématique de cette famille, nous constatons que tous s'accordent à remarquer que deux des espèces les plus fréquemment observées offrent la particularité remarquable de n'être représentées que par des femelles, les mâles n'étant pas connus ou pour le moins fort rares.

En 1906 déjà, de Meijere ne capturait qu'un seul mâle de *Lonchoptera furcata* Fallèn, l'une de ces deux formes, et constatait que le réceptacle séminal des femelles, d'aspect beaucoup plus rudimentaire que chez les autres espèces, ne contenait jamais de spermatozoïdes. Il en déduisit que les mâles ne devaient jouer aucun rôle dans la reproduction de cette mouche et qu'il s'agissait en toute probabilité d'un cas de parthénogenèse thélytoque. Vandel, en 1938, se basant sur les résultats de ses chasses en France, émit l'hypothèse que l'on était en présence d'un cas de parthénogenèse géographique, en s'appuyant sur le fait que pour 17 mâles connus à l'époque de toutes les parties du monde, 13 provenaient de la région circumpacifique alors que trois seulement étaient d'origine européenne.

Aux Etats-Unis une seconde forme parthénogénétique a été décrite par Curran en 1934; il s'agit de *Lonchoptera dubia*, espèce jumelle de *L. furcata*, actuellement considérée comme synonyme de celle-ci par certains auteurs (D. E. Hardy, 1952 et B. R. Stuckenberg, 1963). Si en 1954 H. D. Stalker découvrit l'existence de chromosomes polytènes dans les cellules nourricières des ovaires de *L. dubia*, c'est en 1956 qu'il étudia le problème de sa reproduction par parthénogenèse. Il remarqua cependant que son étude était incomplète, vu les difficultés rencontrées pour récolter suffisamment d'œufs fraîchement pondus.

L'un des problèmes de la parthénogenèse thélytoque étant celui de la régulation du nombre chromosomique, il nous est apparu que *L. furcata*, cas encore non résolu, pouvait avoir un certain intérêt, d'autant plus qu'une forme bissexuée, *L. lutea* Panzer, tout aussi fréquente et vivant dans les mêmes régions, pouvait être utilisée comme espèce de comparaison.

Dès lors la réalisation d'un élevage s'avéra pour nous de première importance si nous voulions obtenir assez de matériel pour notre travail. Cependant à l'exception de Guénin et Stocker (1961) qui réussirent un élevage de *L. lutea*, espèce bissexuée, et tentèrent avec un certain succès celui de *L. furcata*, aucune donnée précise sur la biologie des Lonchopteridae ne se trouve dans la littérature. Nous avons donc dû étudier ces Diptères sur le terrain avant de pouvoir les mettre en culture et d'avoir ainsi un apport régulier de matériel frais. C'est pourquoi il nous a semblé judicieux d'élargir notre sujet en le complétant. Outre des remarques d'ordre systématique, il nous a paru nécessaire d'y ajouter les observations faites lors de nos chasses, ainsi que les données obtenues par nos élevages en laboratoire.

C'est à l'Institut de Biologie animale de l'Université de Lausanne que nous avons pu accomplir ce travail, sous la bienveillante direction de M. le professeur H. A. Guénin que nous remercions ici pour ses encouragements et ses conseils. Notre reconnaissance s'adresse également à M. le professeur R. Matthey ainsi qu'à Mme M. Narbel, Privat-docent à l'Université, qui nous ont fait bénéficier de leur grande expérience.

Enfin nous nous garderons d'oublier ici nos préparateurs, nos camarades assistants à l'Institut et tous ceux qui d'une manière ou d'une autre ont rendu notre tâche plus aisée et nous ont permis de la mener à bien.

II. APERÇU SYSTÉMATIQUE

a. Position systématique de la famille.

Les Lonchopteridae ne sont représentés que par un seul genre, *Lonchoptera*, lui-même divisé en 10 espèces en ce qui concerne la région paléarctique (Czerny, 1934; Andersson, 1966) et en 24 si l'on considère le monde entier (K. G. V. Smith, 1969; Rapp et Snow, 1945). La plupart de ces espèces sont réparties dans l'hémisphère nord. Si la position systématique de cette famille n'est plus discutée actuellement, il semble qu'elle fut longtemps incertaine.

En effet, ces petits Diptères possèdent de nombreux caractères morphologiques intermédiaires entre les Cyclorrhaphes et les Orthorrhaphes, ce qui a longtemps fait hésiter les auteurs quant à leur appartenance à l'un ou l'autre de ces deux groupes. L'étude des adultes ne permettant pas de se prononcer d'une manière catégorique, les systématiciens durent étudier les larves. En 1862 déjà, Lubbock découvrit pour la première fois sur du bois mort une larve qu'il décrivit

et qui donna naissance à une *Lonchoptera*, probablement *L. lutea*. De ses observations, il déduit: « I may, however, be permitted to suggest that the true position of *Lonchoptera* is among the Nothacantha, not very far perhaps from *Sargus* ».

Il faut attendre jusqu'en 1901 pour que de MEIJERE en fit une étude plus complète en comparant quelques larves de Lonchopteridae avec celles d'autres familles appartenant aux deux grands groupes de Diptères Brachycères. Dans ses conclusions il estime que les Lonchopteridae présentent une intéressante forme intermédiaire entre les Orthorrhaphes et les Cyclorrhaphes, plus proche de ces derniers, ce qui en fait selon lui la première famille du groupe.

B. DE VOS-DE WILDE, en 1935, reprend le travail de DE MEIJERE et le complète en précisant que pour la larve de *L. lutea* Panz., « bien qu'elle possède encore des appendices buccaux d'une forme plus primitive que la majorité des larves de Diptères Cyclorrhaphes, elle conserve durant toute sa vie une communication entre l'embouchure du sac frontal et le pharynx, à leur extrémité antérieure, ce qui est un fait en faveur de la position systématique de cette mouche entre les Orthorrhaphes et les Cyclorrhaphes: les premiers n'ayant jamais de sac frontal tandis que les derniers en sont à un stade plus avancé ».

Or déjà MEIGEN en 1803 et OSTEN-SACKEN en 1896 avaient remarqué la position intermédiaire de cette famille. En 1824, le premier place les Lonchopteridae parmi les Orthorrhaphes de même que LUNDBECK (1916), LINDNER (1934) et ENDERLEIN (1936). Cependant DE MEIJERE, tout en précisant la position intermédiaire de cette famille comme nous venons de le voir, ainsi qu'une quantité d'autres auteurs dont, parmi les plus récents DUDA (1927), COLLIN (1938) et K. G. V. SMITH (1969), les rattachent aux Diptères Cyclorrhaphes comme première famille des Achizes.

b. LIEUX DE CAPTURE ET ESPÈCES TROUVÉES.

Les stations où nous avons chassé durant notre travail se situent toutes en Suisse romande, entre le lac Léman et le pied du Jura, c'est-à-dire à des altitudes s'échelonnant de 375 m (niveau du lac) à 800 m environ. Nous n'avons pas prospecté toute la région romande, notre but n'étant pas de procéder à une étude faunistique. Cependant aucun travail systématique sur la famille des Lonchopteridae n'ayant été réalisé pour notre pays, il nous a semblé qu'une simple énumération des espèces capturées était insuffisante et qu'il était intéressant de donner quelques précisions sur ce groupe.

Nous avons récolté, tout comme VANDEL pour la France en 1938, cinq espèces appartenant à cette famille (Planche I):

Lonchoptera furcata Fallèn, 1923
Lonchoptera lutea Panzer, 1809
Lonchoptera fallax de Meijere, 1906

Lonchoptera tristis Meigen, 1824
Lonchoptera scutellata Stein, 1890, (un seul ♂)

Or les autres formes citées par Czerny (1934), proviennent toutes de l'est ou du sud-est de l'Europe telles *L. nigrociliata* Duda, *L. pictipennis* Bezzi, *L. strobli* de Meijere, *L. stackelbergi* Czerny ou comme *L. kamtschatkana* Czerni, de l'Asie orientale. Il semble donc bien que les cinq espèces que nous avons capturées soient les seules que nous puissions rencontrer dans nos régions, quelques-unes des autres formes pouvant peut-être se trouver en Suisse orientale ou au Tessin. De plus, le musée de Bâle, qui renferme les plus importantes collections de Diptères de notre pays, ainsi que d'autres musées (Genève, Lausanne), d'ailleurs tous très pauvres en Lonchopteridae, ne possèdent pas de représentants de formes orientales capturés en Suisse.

Nous avons essayé de définir, comme Stalker (1956) à propos de *L. dubia* Curran, une association végétale caractérisant chacune de nos espèces. Or il s'avéra très vite qu'il nous était impossible de réaliser ce projet, car nous n'avons pu établir aucune liaison certaine entre nos mouches et l'existence d'un groupe de plantes précis. Par contre nous avons pu observer que la présence de ces insectes dépendait de deux facteurs importants: tout d'abord nous les trouvons toujours sur des terrains humides, à forte rosée et à proximité de l'eau, ensuite il s'est avéré qu'une litière organique de sous-bois de feuillus, montrant une forte activité des microorganismes et une riche végétation basse, est propice aux espèces sylvicoles comme *L. fallax* et *L. tristis*.

Voyons maintenant d'une manière un peu plus précise les différentes formes capturées:

Lonchoptera furcata Fallèn, 1923

Cette espèce très répandue est la plus petite de toutes. Les plus grands individus n'excèdent pas 2,5 à 3 mm de longueur. Sa coloration, très variable selon la température et l'humidité du terrain au moment de la mue imaginale a poussé certains auteurs à en faire une quantité de variétés, voire d'espèces.

La majorité des individus capturés avaient l'aspect suivant: thorax jaune paille avec une ligne brune médiane, abdomen jaune, légèrement plus foncé, possédant également une ligne centrale brunâtre. Nous la trouvons dans les zones découvertes, prairies humides et lisières, au bord des étangs ou des rivières lentes. Elle semble hiverner aussi à l'état adulte car nous en trouvons toute l'année et même parmi les hautes herbes émergeant des plaques de neige lorsque le soleil a un peu réchauffé l'atmosphère.

Nous n'avons jamais rencontré de mâles de cette espèce, en accord pour cela avec tous les auteurs remarquant leur extrême rareté.

(Localités: Lausanne, Pully, St-Sulpice VD., Gland, Cossonay, Blonay.)

Lonchoptera lutea Panzer, 1809

Cette forme semble prendre la succession de *L. furcata* sitôt que la prairie pénètre dans les sous-bois. En effet, si parfois en chassant dans les endroits découverts nous trouvons dans notre filet une *L. lutea* parmi les *furcata*, en lisière les deux espèces s'équilibrent et en forêt nous ne notons que la présence de *lutea*.

Nous avons aussi trouvé cette mouche en hiver, mais seulement à quelques occasions et lorsque la saison se montrait moins rigoureuse que d'habitude.

Plus grande que *furcata* car dépassant 3 mm chez le mâle et atteignant jusqu'à 3,7 mm pour les femelles, cette espèce nous montre le même aspect au point de vue de la forme et de la coloration, avec peut-être une tendance à être plus foncée.

(Localités: Lausanne, Pully, St-Sulpice VD., Gland, Cossonay, Moiry.)

Lonchoptera fallax de Meijere, 1906

Cette petite espèce (2,5 à 3 mm) volant de mai à septembre, est assez semblable à *L. furcata* mais a un aspect beaucoup plus fragile et sa coloration est très pâle, la ligne foncée du thorax est légèrement effacée et l'abdomen, jaune pâle également, peut être coloré par transparence selon le contenu stomacal. Elle se rencontre en sous-bois et également en lisière. Elle recherche cependant une plus forte humidité que les deux espèces précédentes, voisinant souvent avec *L. tristis*, il n'est pas rare de trouver ces 2 formes réunies dans le même filet après une chasse le long d'un ruisseau forestier.

(Localités: Pully, Vernand, Cossonay, Moiry.)

Lonchoptera tristis Meigen, 1824

La plus grande de toutes, atteignant et dépassant parfois 4 mm, le mâle étant légèrement plus petit, *L. tristis* est très foncée voire noire, le thorax présentant une légère pruinosité.

Cette espèce se rencontre le long des ruisseaux de forêt de feuillus (hêtres) à certaines périodes de l'année (juillet-août-septembre). Sa densité n'est jamais très grande et nous ne la trouvons que sur des parcours bien précis, bien que nous n'ayons jamais pu démontrer une liaison entre une association végétale quelconque et cette mouche.

(Localités: Pully, Vernand.)

Lonchoptera scutellata Stein, 1890

De la taille de *L. furcata* ou de *L. fallax*, et ne s'en différenciant à première vue que par son scutellum noir charbon, cette mouche semble assez rare et n'a été récoltée que par exemplaire isolé. A notre connaissance, seul DUDA (rapporté

par CZERNY, 1934) et VANDEL (1938) en ont rencontré exceptionnellement de fortes concentrations à deux endroits bien précis. Il semble que cette espèce soit inféodée aux saulaies. Nous n'en avons récolté qu'un exemplaire mâle.

(Localité: St-Sulpice VD.)

c. VARIATIONS MORPHOLOGIQUES INTERSPÉCIFIQUES.

Cas des mâles.

Comme nous l'avons dit, nous n'avons, et pour cause, jamais trouvé de mâles de *L. furcata*. Cependant durant plusieurs années on en a décrit quelques-uns que l'on pensait appartenir à cette espèce. En 1906, de MEIJERE présente un dessin de l'armature génitale de l'un d'entre eux, semblable à celui que donnera CZERNY en 1934. Or les descriptions de ces deux auteurs sont identiques à celle que proposent COLLIN (1938) et SMITH (1969), mais à propos d'une autre espèce ne provenant pas d'Europe continentale et connue seulement de Grande-Bretagne: *Lonchoptera meijerei* COLLIN (1938). Ces auteurs présentent pour *L. furcata* un dessin tout à fait différent et, tout en admettant la rareté des mâles, supposent qu'il en existe seulement en Grande-Bretagne. Cette hypothèse rejoindrait celle de VANDEL qui, en 1938, parlait pour cette espèce d'un cas de parthénogenèse géographique, si, en 1961, GUÉNIN et STOCKER n'avaient pas montré qu'il s'agissait en réalité d'un autre type de parthénogenèse.

Toutes les autres espèces que nous avons trouvées étant bissexuées, nous pouvons en décrire les mâles.

Chez *Lonchoptera lutea* l'hypopyge a une forme de coque fixée au 7[e] segment abdominal et se rabattant sous le sternite de ce segment. Cette coquille est formée de l'épandrium, prolongé de deux lames bien séparées, plus larges que hautes et frangées de soies: les cerques. A l'intérieur nous trouvons les deux paires de gonapophyses: les proximales formant une pince symétrique dont la partie interne est bordée de 8 à 10 fortes soies dirigées vers l'apex, l'avant-dernière très forte et en forme de flamme et les gonapophyses distales, bifides, le doigt externe étant très court. Immédiatement au-dessus et en arrière de ces appendices se situe la plaque subanale dont le bord supérieur est largement échancré (fig. 1).

Les pièces copulatrices de *L. fallax* présentent l'aspect suivant: les cerques sont soudés sur une plus grande longueur que chez *L. lutea*, aussi hauts que larges, et portent de longues soies; gonapophyses proximales formant une pince frêle et ne possédant que 4 fortes soies, la dernière, sinueuse, à l'apex. Gonapophyses distales bilobées et repliées sur elles-mêmes en forme de cornet, la partie supérieure pointue, comportant une courte brosse. Pas de plaque subanale visible (fig. 2).

Pour *L. tristis* (fig. 3), les cerques qui sont soudés sur toute leur longueur, présentent un prolongement central obtus et portent sur les bords latéraux et la

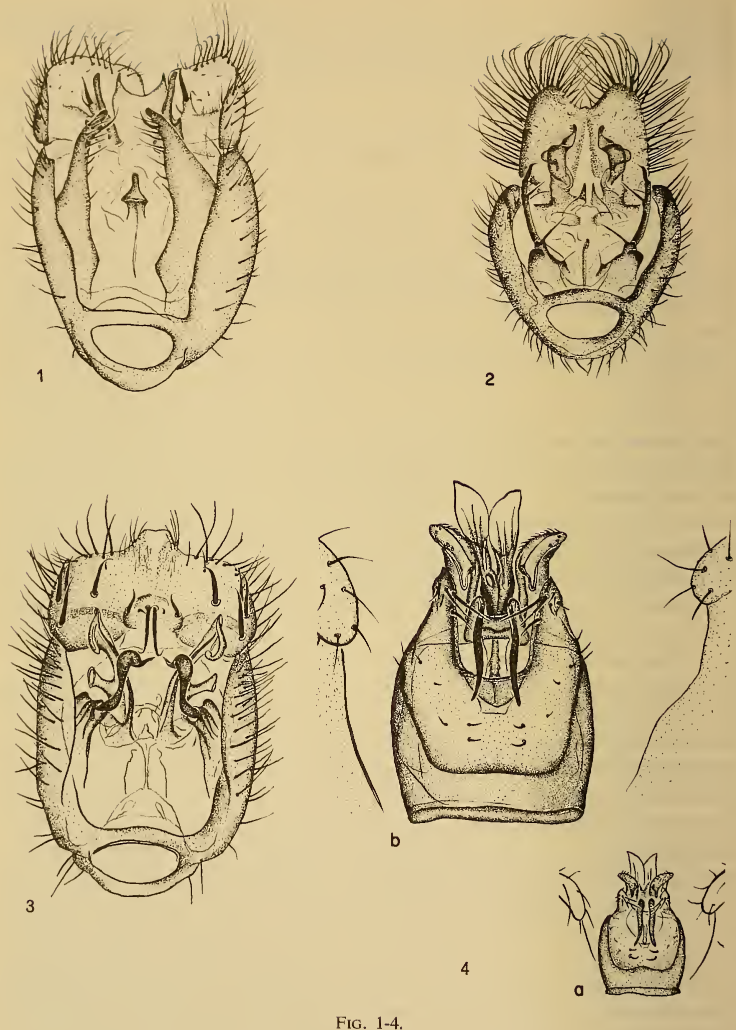


Fig. 1-4.

Lonchoptera, génitalia ♂ vue ventrale
1, *L. lutea* ; 2, *L. fallax* ; 3, *L. tristis* ; 4, *L. scutellata*,
a. même échelle que 1-3 ; *b*. agrandie.

face interne 8 à 10 fortes soies symétriquement disposées. Plaque subanale presque effacée mais portant à sa base 4 soies symétriques également, deux très petites dirigées vers le haut et 2 vigoureuses se terminant par un crochet et dirigées vers la bas. Les gonapophyses distales sont semblables à celles de *L. fallax*, mais possèdent à leur partie médiane un lobe digitiforme. Les proximales ont l'allure de deux cous de cygnes se faisant face.

L'unique exemplaire récolté de *L. scutellata* s'écarte cependant beaucoup du schéma général. Les pièces copulatrices sont très petites et concentrées, de grandeur égale à la moitié environ de celle de *L. fallax*. L'épandrium, entouré par un prolongement latéral du 7e segment abdominal, n'est plus une coquille enveloppant les autres pièces, mais a une forme cylindrique d'où émergent les appendices copulateurs. Les cerques, étant plus courts que les appendices, ne sont pas visibles de face (fig. 4). En ce qui concerne les gonapophyses, la description est un peu difficile à faire et nous préférons nous référer au dessin.

Cette rapide énumération nous montre bien que si les trois premières espèces décrites sont relativement proches taxonomiquement les unes des autres, la quatrième en diverge notablement. Une étude de la femelle de cette forme nous aurait été certainement d'une grande utilité, cependant le terrain où nous avions découvert cette mouche ayant été transformé, elle n'a jamais été retrouvée ailleurs, si bien que nous n'avions à notre disposition que le seul individu mâle.

Cas des femelles

L'étude de l'abdomen des femelles nous confirme dans ce que nous venons de voir. *Lutea*, *tristis* et *fallax* sont pratiquement identiques, nous montrant par là que les adultes de ces trois espèces sont relativement proches, alors que *furcata* nous présente une différence telle que nous pouvons la séparer du premier coup d'œil des trois autres (fig. 5 à 8).

En résumé, il nous semble intéressant de relever que les formes capturées dans les zones découvertes s'écartent assez nettement de celles que nous trouvons dans les sous-bois. En effet, si les mâles de *L. furcata* décrits par Collin (connus exclusivement de Grande-Bretagne comme nous l'avons remarqué) appartiennent bien à cette espèce, nous observons alors une grande homologie, tant par la taille que par la forme, entre les pièces copulatrices de ces derniers et celles des mâles de *L. scutellata*, ces deux mouches étant par contre manifestement différentes à ce point de vue du reste des représentantes de la famille capturées dans nos régions. Il semble donc qu'en nous basant sur ces critères, nous pouvons diviser cette famille en deux grands groupes, celui de « *lutea* », réunissant *lutea*, *fallax* et *tristis*, espèces vivant essentiellement dans les zones boisées et aux lisières de forêts, dont l'épandrium a l'apparence d'une cuillère dans laquelle nous trouvons les autres pièces, et celui de « *scutellata* » où les pièces copulatrices émergent d'un

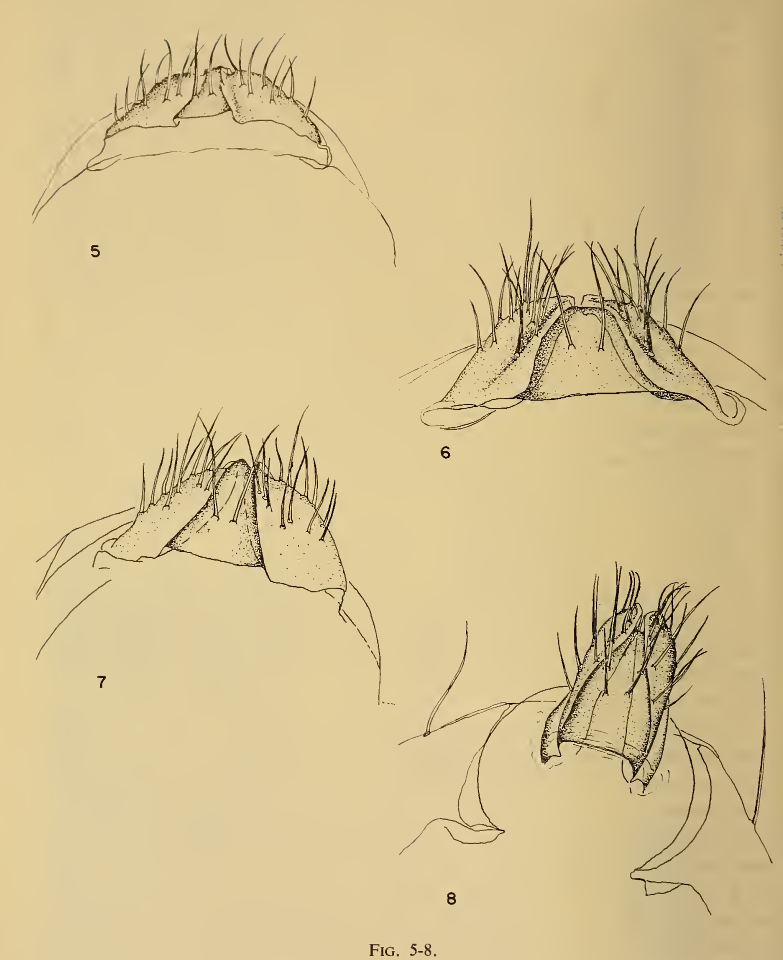


Fig. 5-8.

Lonchoptera, génitalia ♀ vue ventrale
5, *L. lutea ;* 6, *L. tristis ;* 7, *L. fallax ;* 8, *L. furcata.*

épandrium en forme de cylindre, aspect que nous retrouvons chez *L. meijerei* décrite par Collin, *furcata* et *scutellata.*

En dehors de l'hypopyge, caractéristique de chaque espèce, il existe chez les Lonchopteridae une formation anatomique particulière dont nous ignorons la fonction exacte et que seul Czerny (1934) a observé: il constate que les mâles de cette famille possèdent sur les pattes antérieures, à la partie distale du deuxième segment du tarse et à la racine du troisième, respectivement 2 et 3 fortes soies, courtes et émoussées. Nous avons examiné tous les mâles capturés, et nous avons

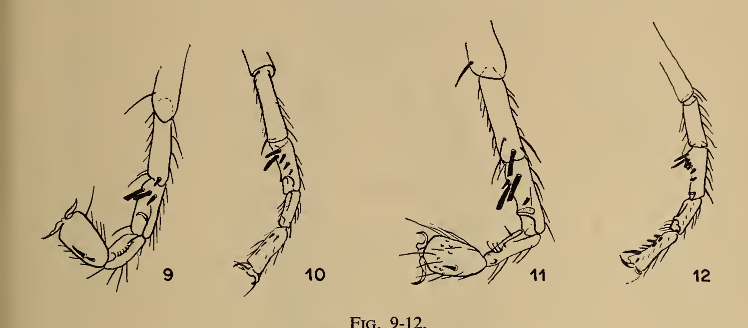


Fig. 9-12.

Lonchoptera, tarses des pattes antérieures des ♂♂
9, *L. lutea ;* 10, *L. fallax ;* 11, *L. tristis ;* 12, *L. scutellata.*

constaté que les exemplaires desséchés ou conservés dans l'alcool présentaient un léger enroulement des tarses antérieurs. Au microscope nous n'avons eu aucune difficulté pour retrouver les soies décrites par Czerny et nous avons constaté de plus que ces formations variaient d'une espèce à l'autre. Il s'agit de la présence d'une fossette longitudinale sur le troisième segment du tarse, bordée de quelques courtes soies fines et d'une fossette transversale sur la partie distale du deuxième segment, celle-ci étant surmontée selon l'espèce de 3 à 7 fortes soies mousses et courtes: parfois, comme chez *tristis*, il existe de fortes soies à la partie terminale du premier segment du tarse. Ces formations se trouvent sur la face interne du tarse, et pourraient ainsi permettre au mâle de mieux saisir la femelle lors de l'accouplement grâce à cette sorte de pince rudimentaire. Cette disposition nous permet donc d'avoir un second critère de détermination pour les mâles de Lonchopteridae (fig. 9 à 12).

Cas des larves

Lubbock (1862), de Meijere (1901 et 1906), Whitten (1956) ainsi que K. G. V. Smith (1969) sont les seuls auteurs qui nous montrent des dessins de

larves de Lonchopteridae. Ces figures sont souvent schématiques et ne représentent en général que des exuvies du dernier stade de *L. lutea*. Il nous a été possible, grâce à nos élevages, de suivre le développement de quatre espèces et de dessiner les derniers stades larvaires de trois d'entre elles.

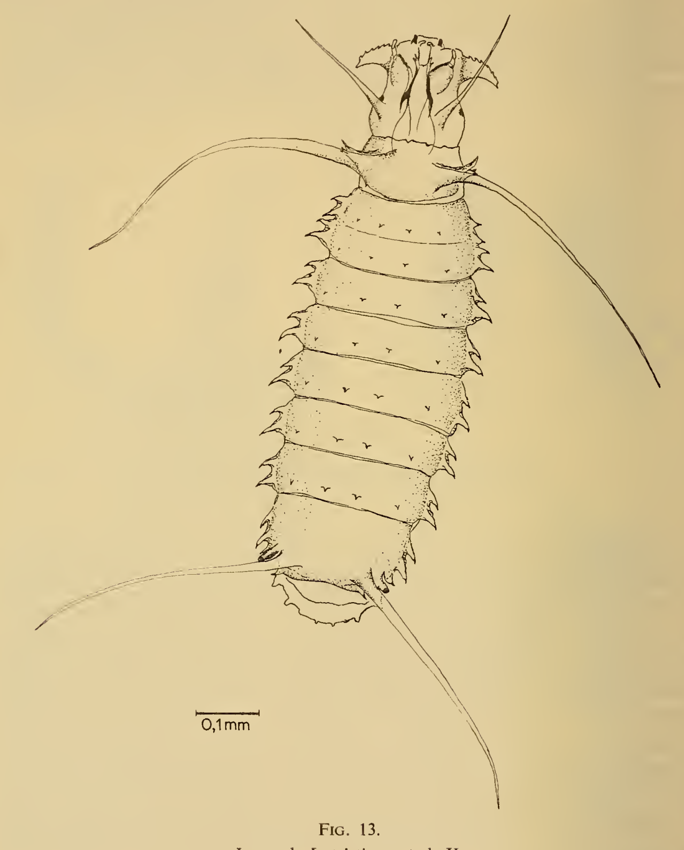


Fig. 13.
Larve de *L. tristis* au stade II.

Une remarque générale s'impose immédiatement lorsqu'on examine l'évolution des différents stades. Ce n'est qu'à partir du quatrième qu'une ornementation latérale segmentaire caractéristique des larves du groupe des Lonchopteridae apparaît. Auparavant celles-ci se ressemblent et présentent l'aspect de la figure 13

où *L. tristis* est au deuxième stade. A ce moment la seule différence marquée que l'on peut observer entre les espèces réside dans l'importance des deux paires de grandes épines que l'on trouve sur le mésothorax et le dernier segment abdominal.

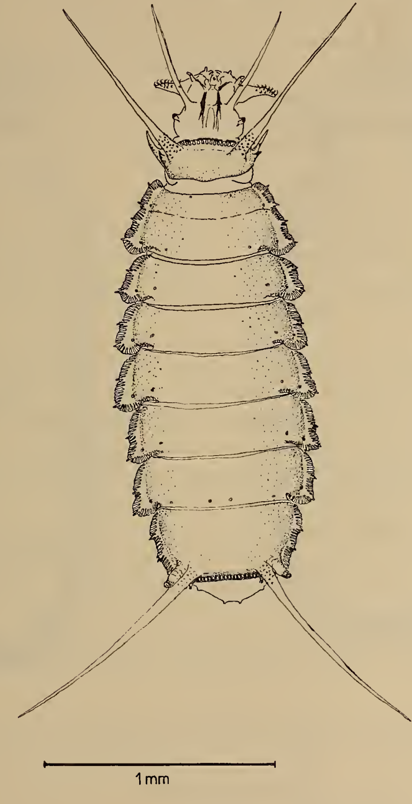


Fig. 14.

Larve de *L. fallax* au stade V.

Chez *L. tristis* ces longs prolongements souples mesurent plus de la moitié de la longueur du corps de la larve en position contractée alors que chez les autres formes elle n'atteignent pas cette taille. Cette particularité se conserve jusqu'au dernier stade, les épines anales dépassant la somme des 4 derniers segments abdo-

minaux; cependant nous n'avons pas pu en donner de dessin car les rares larves que nous avons pu conserver jusqu'à ce moment ont été attaquées par les moisissures.

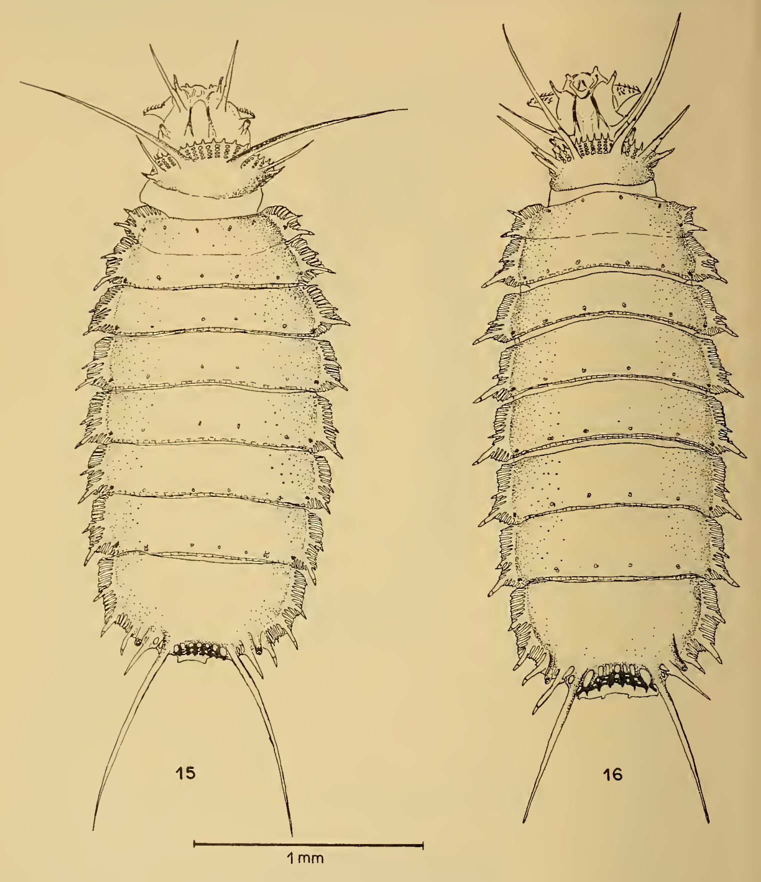


Fig. 15-16.
Larves de *L. lutea* (15) et *L. furcata* (16) au stade V.

Chez les trois espèces que nous avons pu élever jusqu'à la mue imaginale, l'homologie des caractères morphologiques externes est si grande qu'il est très difficile de les différencier. Toutes possèdent 3 paires de longues épines; la première,

et la plus petite, se situant à la limite antérieure du prothorax, la seconde étant sur le bord frontal du mésothorax et la troisième à la limite postérieure du dernier segment abdominal. Les épines postérieures varient de taille selon l'espèce considérée. Pour *L. fallax* (fig. 14), leur longueur atteint souvent la somme des 4 derniers segments et dépasse en tout cas celle des 3 derniers; chez *L. lutea* (fig. 15) cette mesure correspond aux 3 derniers segments au maximum et n'est jamais inférieure aux 2 derniers alors que pour *L. furcata* (fig. 16) elle n'excède jamais la somme des 2 derniers segments abdominaux. De plus les spiracles postérieurs de *L. fallax* sont immédiatement accolés aux 2 épines de la dernière paire alors que pour les deux autres espèces ils sont séparés de celles-ci par une épine de petite taille.

Entre chaque épine de la deuxième et de la troisième paire, nous trouvons respectivement une ornementation frontale et anale, caractéristique de chaque espèce. Chez *L. fallax* ces deux zones ne sont jamais dentées alors que pour *L. lutea* et *L. furcata* ces ornementations portent 6 à 8 dents, celles-ci étant beaucoup plus aiguës chez la seconde espèce, l'ornementation anale ne présentant la plupart du temps aucune pointe pour *L. lutea*.

Nous avons relaté plus haut que les larves des Lonchopteridae étaient caractérisées par l'aspect des bords latéraux de leurs segments dorsaux que nous appelons « ornementation segmentaire ». Cela consiste en une sorte de palmature régulière reliant de petites épines très proches les unes des autres, donnant aux plaques chitineuses dorsales l'aspect d'écailles. De cette palmature émergent deux épines de taille égale chez *L. fallax* et inégale en ce qui concerne les deux autres espèces, la plus longue étant postérieure et dirigée vers l'arrière.

Après une étude comparée des différents caractères morphologiques des larves de ces espèces, nous pouvons donc distinguer assez facilement *L. fallax* mais nous remarquons que *L. lutea* et *L. furcata* ne diffèrent que par des détails difficiles à évaluer. Le seul critère que nous pourrions considérer comme réellement efficace est celui des longueurs relatives des épines anales.

III. CONSIDÉRATIONS ÉCOLOGIQUES

A. SUR LE TERRAIN

a. Technique de chasse

Parmi tous les moyens utilisés jusqu'à maintenant pour la capture des insectes nous en avions choisi trois au début de notre travail afin de déterminer lequel était le plus rentable et le plus pratique.

A la suite des remarques de Collin (1938) qui dit avoir capturé ses mâles de *L. furcata* à la tombée de la nuit, nous avons fait un certain nombre d'essais

à l'aide du piège lumineux, permettant généralement de capturer de grandes quantités de papillons nocturnes. En dehors de l'encombrement d'un tel piège, nous avons déploré sa faible efficacité pour la capture de nos mouches. Après une nuit d'utilisation, nous n'avons jamais obtenu plus d'une dizaine d'exemplaires de Lonchopteridae. De plus, ces Diptères ne semblent guère se déplacer beaucoup, même de jour.

Le deuxième type de piège que nous avons utilisé est l'entonnoir placé au ras du sol. Son rendement s'avéra encore plus mauvais que le premier. Nous avons donc opté définitivement pour une méthode de piégeage plus active, celle du filet entomologique, qui nous permet de prospecter des surfaces que l'on peut délimiter sur le terrain et de capturer des animaux qui, du fait de leurs mœurs, ne volent guère à plus d'un mètre de distance et à plus de 40 cm au-dessus de la végétation. Cette technique s'avéra tout de suite excellente vu le nombre d'individus récoltés.

Nous chassons sur une surface d'environ 1 m sur 3 en fauchant systématiquement au ras du sol. Si nous nous trouvons au bord d'un ruisseau, lieu où nous capturons *L. tristis* et *L. fallax*, nous fauchons sur la berge et sur les îlots, et la distance parcourue pour chaque récolte est également de 3 m environ. Dans notre région il n'est pas rare de capturer ainsi dans les prairies humides, jusqu'à une quarantaine d'individus par « unité de chasse », et ceci en moins de cinq minutes. Le seul inconvénient du filet entomologique provient de son emploi sur de la végétation mouillée par la pluie et surtout par de fortes rosées. La plupart des insectes sont alors collés les uns contre les autres sur le tulle de la poche et il est très malaisé de les en déloger. De plus, dans de telles conditions, malgré la robustesse de nos mouches la mortalité est très forte.

La récolte des individus dans le filet se fait au moyen de tubes de verre de faible diamètre et d'une longueur de 20 cm, bouchés au moyen de coton. Ces Diptères sont facilement repérables du fait de la forme lancéolée de leurs ailes et leur « démarche » est caractéristique. Il suffit de les coiffer avec le tube ouvert à l'une de ses extrémités pour qu'ils continuent leur ascension à l'intérieur de ce dernier. Lorsqu'une dizaine d'individus sont ainsi capturés, nous rebouchons le tube et l'entreposons dans un cylindre de carton. Nous pouvons ainsi conserver nos prises vivantes durant plus de quatre heures, pour autant qu'elles soient à l'abri du soleil, ce qui nous donne largement le temps de les transporter au laboratoire pour les mettre en élevage.

b. Variations de densité de population

De 1966 à 1969, nous avons chassé régulièrement à « l'Etang Bourget » près de Lausanne (bord du Lac Léman, à 4 km au S-O de cette ville). A cet endroit nous n'avons trouvé que deux espèces, *L. furcata* et *L. lutea*. C'est au Bois de Vernand (7 km N-O de Lausanne) que nous allions chercher les deux autres

formes *L. fallax* et *L. tristis*, car nous étions certains de les trouver à cet endroit durant la période de vol des adultes.

Comme nous l'avons déjà noté, *L. furcata* se rencontre toute l'année à l'état adulte, sa densité variant selon la saison, et surtout durant la journée en été. Dans le but de définir les conditions optimales de température pour nos élevages,

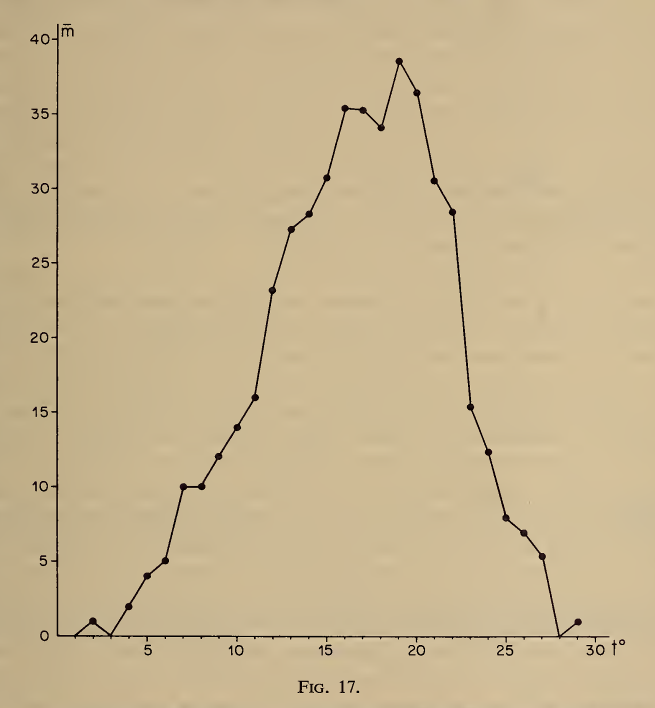


FIG. 17.

L. furcata : moyenne des captures sur une surface déterminée, selon la température.

nous avons mesuré celle-ci au niveau du sol lors de certaines de nos chasses. Le fauchage au filet entomologique permettant de couvrir une superficie mesurable, il était possible de se faire une idée assez exacte de la densité de la population sur une surface donnée par rapport à la chaleur du sol. Nous observons ainsi un maximum de captures pour des températures s'étalant entre 16 et 21 ° C et une diminution rapide du nombre d'individus actifs de part et d'autre de ces valeurs (fig. 17).

En effet lorsque le sol est gelé nous n'apercevons pas de *furcata*, par contre si quelques jours plus tard la température augmente au ras du sol, nous trouvons quelques individus vivants au même endroit. Ces Diptères, nous le constatons par l'état des ailes et des soies, sont des adultes âgés et non pas des imagos fraîchement écloses. Il paraît évident que la plus grande partie des *furcata* qui hivernent le font à un autre stade, probablement nymphal, car ces adultes, très peu nombreux, ne pondent que très rarement lorsque nous les mettons en élevage. D'ailleurs an laboratoire, où nous n'avons jamais remarqué de véritable diapause chez *furcata* et *lutea*, nos générations hivernales semblent garder des traces d'un tel phénomène: les adultes pondent plus tardivement, la durée du stade nymphal est également prolongée et surtout la mortalité larvaire (Baud, 1970) augmente sensiblement chez ces deux espèces. Pour les deux autres formes qui ne se rencontrent pas du tout en hiver, les nymphes du mois d'octobre n'évoluent pas en élevage et restent dans cet état durant la mauvaise saison. Quelques tentatives nous ont montré qu'il paraissait très difficile de rompre cette diapause.

Lorsque la chaleur excède 25 ° au sol, le problème se pose tout à fait différemment en ce qui concerne la diminution rapide du nombre d'individus capturés en terrain découvert. C'est chez *L. furcata*, seule de nos espèces à vivre sur de telles prairies, que nous avons observé le phénomène suivant: en été, durant les après-midi de grande chaleur, sur des terrains normalement très propices à la chasse, nous étions incapables de capturer plus d'un à deux individus au maximum, et seulement au voisinage d'une surface d'eau. Cependant, en chassant directement dans les buissons bordant les prairies en lisière de forêt, nous arrivions à obtenir quelques individus supplémentaires, et en observant attentivement le sol entre les herbes nous pouvions découvrir que nos mouches étaient tout simplement inactives, posées au sol, dans la zone d'ombre. Le même jour, à la tombée de la nuit, nous pouvions par contre capturer de 20 à 30 individus par surface unité sur l'espace déserté durant la journée. Notons en passant que ces conditions devaient être idéales pour obtenir des mâles selon Collin; hélas nous n'en avons pas trouvé. Nous constatons donc un déplacement de population vers la zone d'ombre aux heures chaudes, accompagné d'une sorte « d'estivation » (fig. 18), phénomènes n'existant pas pour les trois autres formes qui vivent en des endroits beaucoup plus abrités.

Chez *L. furcata* l'augmentation et la diminution du nombre de mouches capturées dépendant finalement directement de la température régnant au sol au moment de la chasse (le degré d'humidité pouvant dans certains cas — étang, ruisseau — compenser une température trop élevée), une étude de variation de population sur le terrain par rapport à d'autres critères s'avère irréalisable. En effet, le rapport entre le nombre d'individus capturés et le nombre d'individus que comporte la population varie sans cesse selon l'ensoleillement si bien qu'il nous a été impossible d'estimer sans risque d'une marge d'erreur énorme le niveau de nos

populations par saison car il aurait fallu un trop grand nombre de chasses par jour, ce qui nous était impossible à réaliser. Nous pouvons simplement dire sans beaucoup de risques de nous tromper que la variation de la densité de population durant l'année doit suivre une courbe ascendante de janvier à mai-juin, descendante de septembre à décembre, la période s'étendant entre juin et août correspondant à une densité haute et probablement stable.

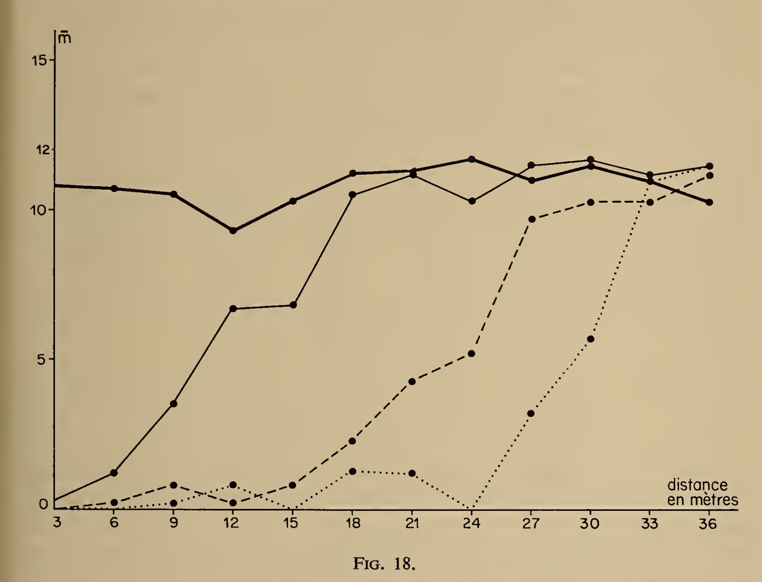


Fig. 18.

L. furcata: nombre de prises moyen sur un parcours fixe, la limite soleil-ombre se trouvant à 0 (———); 10 (———); 20 (— — —); 30 (. . . .) mètres du point de départ.

c. Proportion des mâles dans les trois espèces bissexuées.

L. lutea Panz.

La plus répandue des espèces bissexuées est sans conteste *L. lutea* que nous avons voulu élever conjointement à *L. furcata*. Les premières captures de l'année n'apparaissent guère avant fin février, parfois même pas avant avril, et les dernières vers mi-novembre. Ces dates varient d'ailleurs selon la clémence de la saison.

Le nombre d'individus capturés lors des sondages est assez variable, il dépend du lieu de chasse, certains terrains ayant une densité de population plus forte

que d'autres. Cependant nous n'avons pas pu mettre en évidence pour une surface précise une variation saisonnière significative au point de vue statistique du nombre de mouches capturées, celui-ci restant à peu près constant dès l'apparition de l'espèce au printemps.

Tableau A

L. Lutea: *proportion des mâles capturés chaque mois durant 2 ans.*

Mois	Nb. ind. total	♂	♀	Prop. des ♂ dans la population	Int. de confiance
J	(4)	—	(4)	—	—
F.	33	13	20	0,394	0,220-0,568
M	131	63	68	0,481	0,395-0,567
A	203	88	115	0,433	0,363-0,503
M	406	196	210	0,483	0,434-0,532
J	413	201	212	0,487	0,438-0,536
J	459	184	275	0,401	0,355-0,447
A	319	104	215	0,326	0,271-0,381
S	(5)	(1)	(4)	(0,2)	—
O	23	11	12	0,478	0,270-0,686
N	(5)	(2)	(3)	(0,4)	—
D	(3)	—	(3)	—	—
Total . . .	1987	860	1127	0,435	0,413-0,457

Le tableau A et la figure 19 nous donnent les résultats des captures pendant deux ans selon les mois de l'année. Vandel, en 1938, avait déjà récolté lors de ses chasses légèrement plus de femelles que de mâles. En ce qui nous concerne, sur 1987 individus capturés, nous avons obtenu 860 mâles et 1127 femelles, ce qui nous donne une proportion de 43,5% de mâles (intervalle de confiance 41,3% à 45,7%).

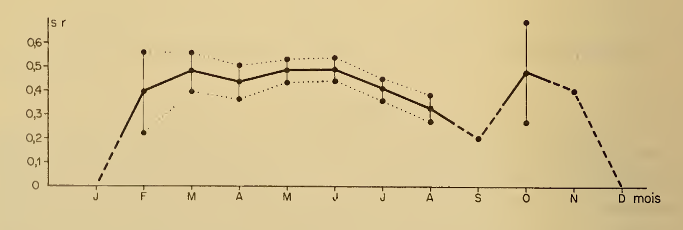


Fig. 19.

L. lutea: variation de la sex ratio (résultats groupés sur 2 ans); les intervalles de confiance sont reportés sur le graphique. (voir tableau A.)

Le calcul de la distribution de « t » de Student nous indique que cette proportion de mâles se situe avec une probabilité de 98 % entre 0,5 et 0,370 durant l'année, ce qui nous montre une spanandrie marquée.

Le test du χ^2 appliqué à nos résultats nous révèle que les valeurs obtenues en avril, juillet et août présentent un déséquilibre significatif en faveur des femelles. De plus durant toute l'année ces dernières prédominent d'une manière statistiquement significative (56,5 %). Durant deux ans nous avons été absent au mois de septembre et la troisième année nous n'avons obtenu que fort peu d'individus si bien que les résultats de cette période ont été volontairement supprimés de nos calculs. Les mois de novembre, décembre et janvier ont également été laissés de côté, car le nombre d'individus capturés est trop faible. Cependant, dans l'intention d'examiner une éventuelle variation saisonnière de l'équilibre des sexes, nous avons conservé ces valeurs pour le tableau B. En groupant les mois par trois à partir de mars nous avons à peu de chose près une division grossière de l'année en saisons. Nous observons ainsi, bien entendu, la même déviation de la sex ratio au détriment des mâles, mais nous remarquons que nous avons une fluctuation du rapport des sexes qui, du printemps où ce rapport est proche de l'équilibre (46,8 %), diminue pour être à peu près stationnaire en été et en automne (41 à 42 %) et chute brusquement durant l'hiver au niveau de 30 % environ, encore que les mâles de cette saison aient été capturés au mois de novembre et sont donc les derniers survivants de l'année. Or dans nos élevages, nous avons observé durant toute l'année une sex ratio normale pour chaque génération, en accord avec le travail de Guénin et Stocker (1961). Nous verrons au chapitre suivant une explication probable de cette dissymétrie entre les observations faites sur le terrain et celles effectuées en laboratoire.

Tableau B

L. lutea: *proportion saisonnière des mâles capturés durant 2 ans.*

Saison	Nb. ind. total	♂	♀	Prop. des ♂ dans la population	Int. de confiance
Mars-Mai . . .	740	347	393	0,468	0,452-0,484
Juin-Août . . .	1191	489	702	0,411	0,397-0,425
Sept.-Nov.. . .	33	14	19	0,424	0,340-0,508
Déc.-Fevr.. . .	40	13	27	0,325	0,239-0,411

L. fallax de Meij.

Cette espèce, de même que la suivante, n'apparaissant qu'en petit nombre et sur une courte période, nous nous contenterons de signaler que nous avons capturé en tout un peu plus de 80 individus. Nos calculs ne porteront cependant que

sur 61 mouches, une des chasses ayant donné un résultat aberrant de 24 ♂ et de 5 ♀; cette proportion est à rapprocher des résultats obtenus avec *L. lutea* dont nous discuterons plus loin à propos de nos élevages.

Durant notre travail, nous avons donc obtenu 35 ♂ et 26 ♀, ce qui correspond à un rapport de 0,574 pour les mâles, soit 57,4% avec un intervalle de confiance de 0,462 à 0,702. Le test du χ^2 ne nous donnant aucun résultat significatif, nous pouvons dire, compte tenu du faible nombre de mesures, que ces petites populations sont en équilibre pour le rapport des sexes.

L. tristis Meig.

Les résultats des captures chez cette forme se rapprochent de ceux que nous avons trouvés plus haut. Sur 85 individus contrôlés, nous avons déterminé 46 ♂ et 39 ♀, ce qui nous donne un rapport de 0,545, soit 54,5% de mâles, l'intervalle de confiance se situant entre 43,7% et 65,3%. Le test du χ^2 ne nous donne également aucune différence significative par sondage, la sex ratio semble donc aussi normale et stable chez cette espèce.

B. EN LABORATOIRE

Pour être complet, notre travail devait porter sur l'étude de ce groupe de Diptères en laboratoire, non seulement pour obtenir des renseignements supplémentaires quant à sa biologie, mais aussi dans le but d'essayer de résoudre le problème de la parthénogenèse de *L. furcata*. Si nous pouvions avoir quelques succès pour nos élevages, nous aurions ainsi constamment des insectes à disposition, soit pour l'observation du cycle de reproduction soit pour la fixation du matériel cytologique.

a. Technique d'élevage.

En 1961, Guénin et Stocker, ont déjà réussi l'élevage de *L. lutea* en laboratoire et mettent au point leur technique. Ils semblaient cependant rencontrer quelques difficultés pour assurer une succession régulière de générations chez *L. furcata*.

L'absence de données rigoureusement scientifiques sur l'élevage de ces mouches les avait amené à utiliser une méthode empirique qui, modifiée par nos soins, nous a permis d'améliorer le rendement de nos cultures de manière à obtenir 4 à 5 générations par an.

Les adultes et les larves ont été nourris de manière identique au moyen d'une solution de glucose à 1 ou 2 g pour 100 cc d'H_2O, additionnée d'une quantité égale d'extrait de foie en poudre et de 5 à 6 g de levure de bière fraîche comprimée. Les imagos capturées dans la nature ou provenant de nos élevages sont introduits

dans de petites boîtes aménagées comme le montre la figure 20. Ces gobelets sont transparents afin de repérer les pontes et de prélever les œufs, ceux-ci étant toujours déposés sous le couvercle, sur les parois du bocal ou sur les papiers-filtres verticaux fixés au couvercle, mais jamais au fond de la boîte. Le papier-filtre qui tapisse le fond des récipients reçoit environ 10 gouttes de solution nutritive et nous y ajoutons de l'eau de manière à ce que le milieu soit humide mais non mouillant. Le procédé est le même pour les larves mais nous remplaçons le bocal par une boîte de Pétri mieux adaptée, par sa forme, à ce type d'élevage.

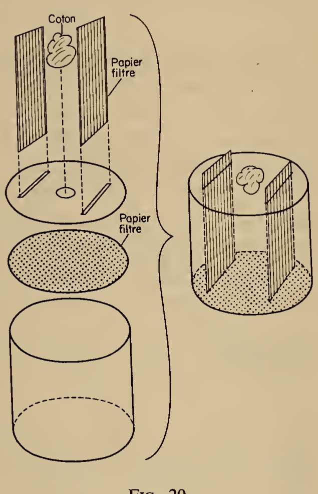


Fig. 20.
Bocal d'élevage.

Comme nous l'avons remarqué au chapitre précédent, la température a une grande influence sur le comportement de nos mouches. Guénin et Stocker ont estimé que la température létale en laboratoire était de l'ordre de 25°. Ainsi nous avons toujours gardé nos élevages dans un local où le thermomètre marquait constamment 20° plus ou moins 2°, ce qui correspondait aux conditions optimales de rendement. Les endroits où nous trouvons des Lonchopteridae étant très humides, nous avons veillé à garder une humidité très forte dans nos récipients. Cependant, les micro-climats ainsi réalisés sont favorables non seulement à nos insectes, mais également au développement des moisissures, ce qui nous oblige à transplanter nos élevages tous les 2 à 3 jours, les adultes s'empêtrant les ailes dans les filaments de mycélium et finissant par y mourir.

b. Cas de L. tristis et de L. fallax.

A plusieurs reprises nous avons tenté l'élevage de ces deux formes. Cependant celles-ci ne semblent pas se contenter des conditions que nous avons réalisées pour les deux espèces suivantes. Ainsi pour *L. fallax* nous avons obtenu plusieurs pontes qui ont donné une centaine de larves dont le 80% mourrait à différents stades. Sur cette quantité d'œufs nous n'avons obtenu que 16 adultes nés en laboratoire, 9 ♂ et 7 ♀ (Sex ratio mâle = 0,563; l'intervalle de confiance avec si peu de résultats se situe entre 0,31 et 0,81); deux femelles ont vécu plus de trois semaines, ont été fécondées et ont pondu 43 œufs. Les quelques larves de seconde génération n'ont

donné que trois femelles et deux mâles; il n'y a pas eu de descendant de la F_2.

En ce qui concerne *L. tristis* les résultats sont encore plus médiocres. Sur 53 œufs pondus nous n'avons jamais réussi à obtenir un seul adulte en élevage et les rares larves arrivées au dernier stade se sont immobilisées en nymphose durant le mois de décembre et ne se sont pas développées. Une seule nymphe a pu être conservée vivante jusqu'au mois de mars de l'année suivante.

c. Cas de L. lutea et L. furcata.

Dans un travail préliminaire nous avons déjà étudié le développement larvaire de ces deux espèces (Baud, 1970). Nous basant sur les exuvies trouvées dans nos élevages nous sommes arrivés à déterminer 6 stades larvaires ainsi que leur durée respective. La période totale du développement, de la ponte à l'ecdysis, a été définie à 40 jours. Une étude de la mortalité larvaire nous indiqua une plus grande fragilité de l'espèce parthénogénétique, et pour les deux formes une augmentation significative du taux de mortalité saisonnière en hiver. Nous pouvons confirmer ces données en les complétant.

Nous venons de remarquer la difficulté qu'il y a à élever *tristis* et *fallax* et que ces deux espèces mises en élevage ne pondaient que fort peu. Les femelles capturées ne nous donnent en effet qu'un faible nombre d'œufs et après un délai de 3 à 4 jours au minimum suivant la mise en élevage.

En ce qui concerne *lutea* et *furcata*, en dehors de l'hiver (c'est-à-dire sans tenir compte de la période s'étendant entre fin novembre et février-mars, moment où les femelles capturées ne pondent presque pas et nous montrent à la dissection des ovaires régressés, noyés dans le tissu adipeux), nous avons remarqué que les bêtes mises en culture déposaient des œufs dans un délai de 24 heures suivant leur capture. Il semble donc que le changement de milieu n'a que peu d'influence sur le comportement de ponte de nos individus, car nous observons la même latence si nous transportons d'un élevage à un autre des mouches nées en laboratoire et se trouvant en période de pleine activité. Il s'agit donc probablement d'un simple phénomène de rétention des œufs.

Latence de ponte du premier œuf.

En laboratoire nous avons essayé de déterminer la latence de ponte du premier œuf, c'est-à-dire le nombre de jours séparant la fin de l'ecdysis d'une femelle et le moment où elle dépose son premier œuf.

Pour *L. lutea*, bien que les femelles non fécondées nous aient donné des œufs après un mois environ, il nous a été impossible de déterminer cette latence sur des femelles fécondées car nous n'avons été qu'occasionnellement le témoin de copulations et seule une présence de chaque instant aurait rendu possible l'isolement des femelles à mesure qu'elles étaient fécondées.

En ce qui concerne *L. furcata*, il nous a été plus facile de calculer cette période. Nos observations ayant porté sur deux ans, nous avons obtenu les résultats suivants (fig. 21). En groupant les données par saison nous observons que la latence de ponte, bien que diminuant à mesure que notre technique s'affinait, nous montre une variation importante. En effet les femelles nées entre début décembre et fin février ont un délai de ponte de 25 à 28 jours alors que celles nées au printemps (mars à mai) donnent déjà des œufs après dix jours. Nous observons en

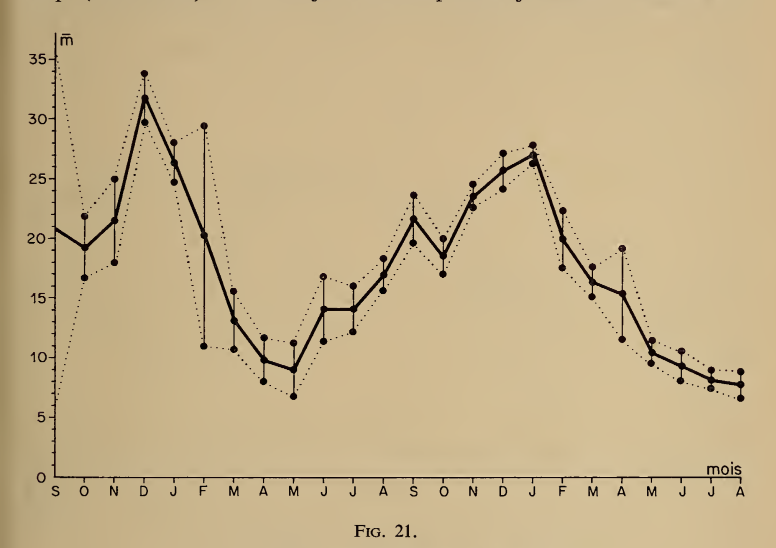


FIG. 21.

L. furcata ; latence de ponte du premier œuf selon le mois
où les ♀♀ ont effectué leur mue imaginale.
(Les intervalles de confiance sont reportés sur le graphique).

outre une augmentation de cette latence jusqu'en hiver. Cependant après plus de deux ans d'élevage nous constatons que nous pourrions encore faire diminuer légèrement ce temps, car nous avons parfois réussi à obtenir des œufs de femelles âgées de moins de 9 jours.

Durée de vie et mortalité.

Les deux espèces les plus difficiles à élever étaient assez fragiles et nous n'avons jamais réussi à les garder plus de 30 jours en vie dans nos élevages.

Les deux autres espèces, après trois ou quatre générations élevées en captivité, nous ont montré une longévité remarquable pour des Diptères de cette taille. Pour

L. furcata, après environ 9 mois d'adaptation à nos méthodes d'élevage, alors que cette espèce atteignait un âge maximum de 65 jours au début, nous avons réussi à augmenter sa longévité à une valeur moyenne de durée de survie de 75 jours avec un maximum de 77 et un minimum de 73. La courbe de survie présente donc (fig. 22) une remarquable stabilité, compte tenu des intervalles de confiance de nos résultats. Cette durée constante nous montre que nos élevages étaient dans de bonnes conditions. En ce qui concerne *L. lutea*, sans avoir étudié

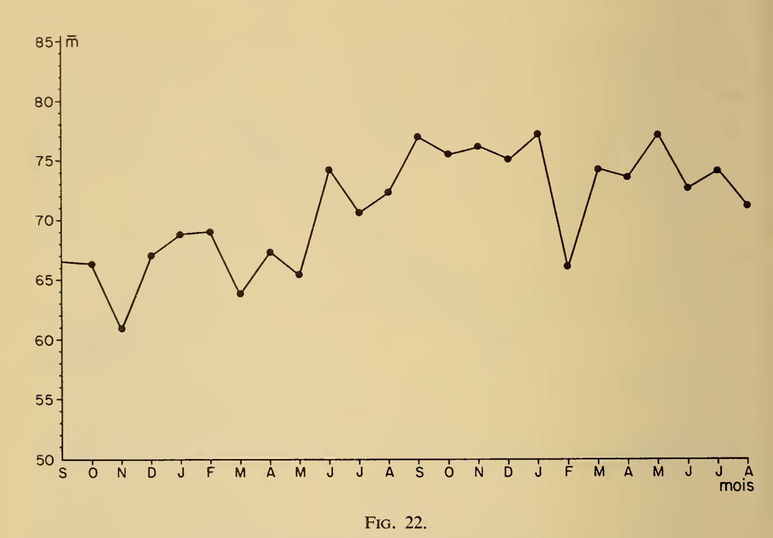


FIG. 22.

L. furcata ; durée du stade adulte selon le mois où les ♀♀ ont effectué leur mue imaginale.

systématiquement la longévité de cette espèce, nous pouvons affirmer que nous obtenons les mêmes résultats avec les femelles, mais que les mâles se montrent beaucoup moins résistants. S'il n'est pas rare de garder des femelles jusqu'à l'âge de plus de 80 jours, aucun de nos mâles n'a pu dépasser le cap des 35 jours. De plus dans les 5 premiers jours de vie la mortalité des adultes mâles est environ 2 fois plus élevée que celle des jeunes femelles.

Si, comme nous l'avons déjà vu, la mortalité larvaire est forte surtout durant l'automne et l'hiver pour nos deux espèces, il est à remarquer qu'elle suit tout à fait la courbe de létalité embryonnaire chez *L. furcata*, alors que pour *L. lutea* elle montre des extrêmes beaucoup moins accusés, bien que situés aux mêmes époques (fig. 23 et 24). En résumé, nous pouvons dire que la mortalité générale

de nos élevages atteint près de 26% en hiver chez *lutea* et 32% pour *furcata*, alors que nous enregistrons des moyennes inférieures à 20% durant la belle saison. Durant les 6 premiers mois où nous avons commencé à élever nos mouches ces proportions oscillaient entre 30% et 48% respectivement pour *lutea* et *furcata*, notre technique n'étant pas encore au point.

Conjointement nous avons étudié les variations de mortalité par rapport aux stades de développement des larves dans nos deux espèces. Sur un échantillonnage de 268 larves de *lutea*, nous arrivons à une moyenne de décès de près de 9%, le maximum, soit près de 38%, se situant au quatrième stade larvaire. Chez *furcata*

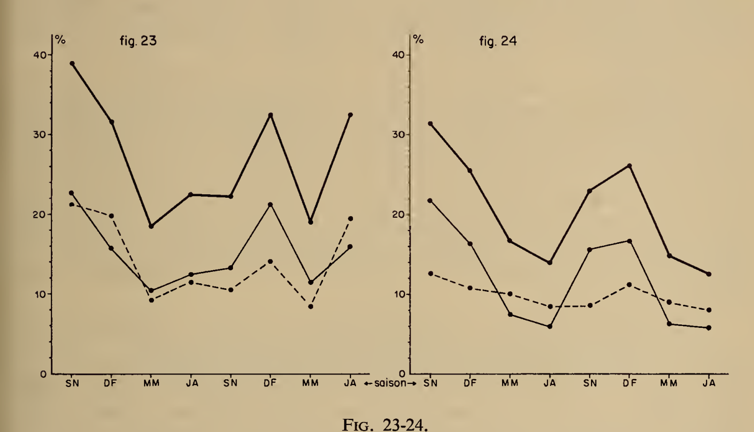


FIG. 23-24.

Taux de mortalité par saison chez *L. furcata* (23) et *L. lutea* (24)
(———) embryons; (— — —) larves; (———) totale.

un sondage effectué sur 357 larves nous donne une moyenne de 17% environ avec deux maxima, l'un au stade 5 (34%) et l'autre au niveau de la nymphose (14,5%). Notons en passant que nous n'avons jamais trouvé d'individus mal formés chez *lutea*, alors que nous avons découvert en trois ans 6 adultes montrant des malformations des pattes et même la disparition d'une paire chez *furcata*. Ces cas sont sans nul doute dus à des accidents de la nymphose. Cependant nous n'avons pas pu obtenir de descendance de ces mouches, car elles mourraient toutes, engluées sur le substrat nourricier du fait de leur difficulté à marcher.

Nous n'avons pas pu déterminer chez ces deux espèces si les pourcentages de mortalité nymphale et larvaire obtenus dépendaient d'un facteur génétique car nos résultats nous montrent une trop grande variation d'un mois à l'autre. Un gène létal serait décelable uniquement si une proportion constante de la

descendance de chaque femelle mourrait à un stade donné. Pour pouvoir observer ce phénomène cela impliquerait l'isolement de chacune de nos femelles et des pontes de chacune de celles-ci, afin d'en connaître le devenir. Un tel travail nous aurait par trop écarté de notre sujet.

Rendement de nos élevages.

Nous entendons par là la quantité moyenne d'œufs pondus par femelle, ainsi que les larves et les adultes issus de ces pontes. Il dépend bien entendu du nombre de décès enregistrés aussi bien au niveau de l'embryon que des différents stades larvaires. Pour nos deux espèces nos résultats sont évidemment liés aux taux de mortalité.

Pour *L. lutea*, les valeurs relevées sur deux ans à partir d'échantillonnages qui ont groupé 333 ♀, nous donnent en moyenne par femelle 20 œufs (20,27) produisant 18 larves (18,39), celles-ci donnant 16 adultes (16,59); chez *L. furcata*, nous obtenons par rapport à 397 ♀ respectivement 16 œufs (15,78), 13 larves (13,43) et 12 adultes (11,55). Il est intéressant de noter que si nous exprimons ce rendement en pourcent en ce qui concerne les insectes adultes obtenus à partir des pontes, nous arrivons pour *L. lutea* à environ 82 imagos pour cent œufs pondus et chez *L. furcata* à 73. Les adultes morts dans un délai de 5 jours suivant leur mue imaginale ont été éliminés de nos calculs.

L'examen des moyennes relevées par saison nous montre clairement (fig. 25 et 26) une variation annuelle du rendement moyen par individu avec, pour nos deux espèces, un minimum durant l'hiver, suivi au printemps d'une augmentation spectaculaire. Les mois d'été présentent une certaine stabilisation, suivie d'une diminution régulière jusqu'en automne et en hiver. Le rendement exprimé en pourcent, dépendant directement du taux de mortalité, nous montre seulement une courbe inverse de ce dernier. Il suit évidemment les mêmes variations et nous observons chez *L. lutea* que le pourcent d'adultes obtenus par rapport aux larves ne varie que fort peu, compte tenu des intervalles de confiance, et se situe entre 86% et 94%. Il semble donc que pour cette espèce si la mortalité larvaire est plus basse que pour *L. furcata*, elle est aussi plus stable (fig. 27 et 28).

Nous avons essayé de supprimer, ou du moins de réduire ces variations de rendement sans jamais y parvenir. La température et l'humidité étant toujours stables dans nos élevages, le seul facteur qu'il nous restait à tester était l'influence de la durée d'éclairement. La seconde année d'élevage nous avons, dès le mois de juin, fixé la durée lumineuse à 15 heures par jour au moyen d'un système de déclanchement électrique; cette période d'éclairement a été conservée jusqu'à la fin de notre travail sans que nous puissions observer une influence quelconque sur le comportement de nos élevages. Ce cycle semble donc dépendre d'autres facteurs que nous n'avons pas réussi à mettre en évidence.

Fig. 25-26.

Moyennes d'œufs (———), larves (———), et imagos (— — —) obtenus par ♀ et par saison chez *L. furcata* (25) et *L. lutea* (26).

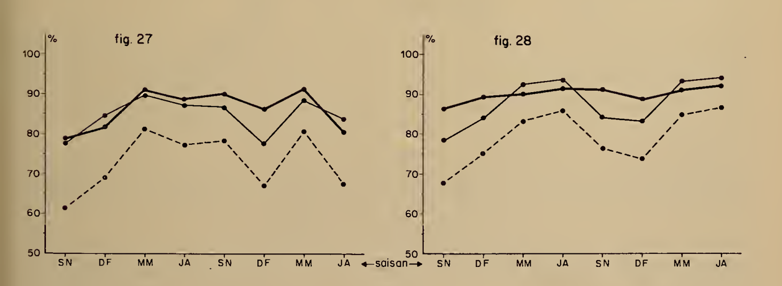


Fig. 27-28.

Rendement des élevages de *L. furcata* (27) et *L. lutea* (28).

——— % de larves obtenues par rapport au nombre d'œufs pondus.

- - - - - % d'imagos obtenus par rapport au nombre d'œufs pondus.

——— % d'imagos obtenus par rapport au nombre de larves.

d. Proportion des mâles chez L. lutea.

Nous avons déjà remarqué au début de ce chapitre que les résultats obtenus sur le terrain nous montraient chez cette espèce une spanandrie marquée qui se traduit par une proportion de mâles de 43,5 % par rapport au nombre d'individus

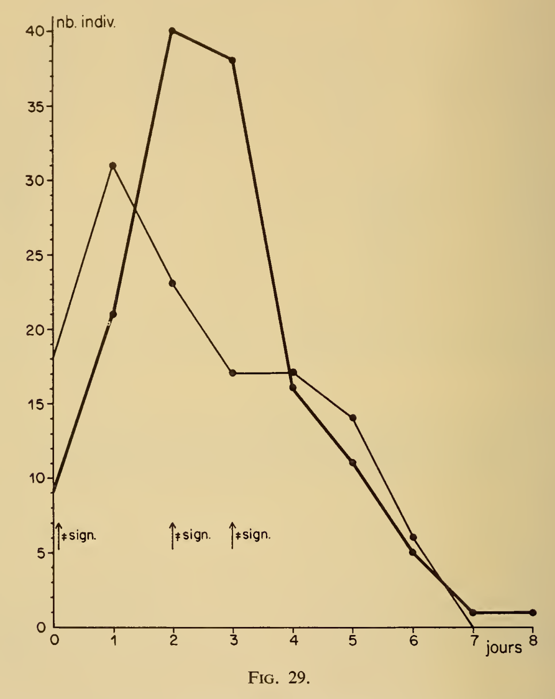


Fig. 29.

L. lutea ; nombre de ♂♂ et de ♀♀ obtenu par jour dès le moment de la première mue imaginale des adultes d'une génération.
(———) nb de ♂♂, (———) nb de ♀♀.

capturés. Cette différence avait déjà été constatée par Vandel en 1938 lors de ses chasses en France. Or nous relevons dans nos élevages, comme Guénin et Stocker en 1961, que la sex ratio sur tous les individus obtenus est stable durant toute l'année et se situe à 49,5 % (intervalle de confiance 47,9 à 51,1 %), chiffre nous montrant que nos populations sont en équilibre à ce point de vue. Ce résultat, obtenu d'après des données portant sur un an, semble donc en opposition avec

les observations faites sur le terrain. Cependant cette apparente contradiction ne résiste pas à l'analyse. En effet nous avons vu, à propos de la durée de vie des adultes de *L. lutea*, que si les femelles présentent une longévité maximale de 80 jours, les mâles ne vivent guère plus de 30 à 35 jours. Nous avons donc à la sortie d'une génération d'adultes une sex ratio normale qui diminue au fil des

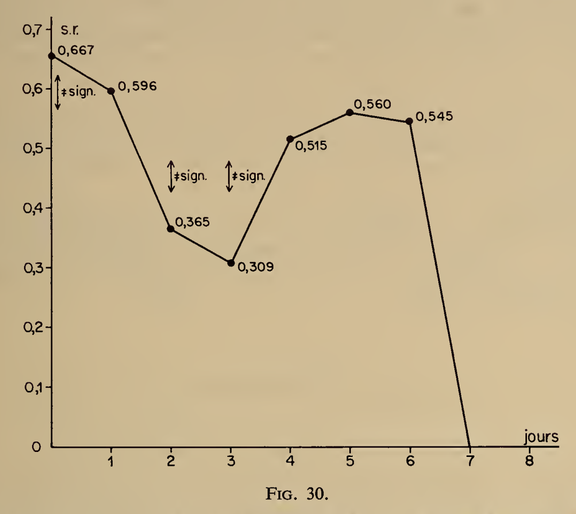


Fig. 30.

L. lutea ; variation journalière de la sex ratio dès le jour de la première mue imaginale des adultes d'une génération.

jours pour les mâles jusqu'à devenir nulle au bout d'un mois environ. Remarquons que dans la nature les générations ne se succèdent pas d'une manière synchrone durant l'année; les pontes successives donnant de nouveaux individus des deux sexes empêchant la sex ratio des mâles de tomber au-dessous d'un certain niveau dans la population. Il nous semble donc que cette constatation suffit à expliquer la différence qui est observée entre la sex ratio calculée sur le nombre d'individus capturés et celle obtenue en élevage. Ainsi après un certain nombre de générations nées au laboratoire nous avons constaté que la proportion des mâles, calculée sur l'effectif d'insectes vivants à un moment quelconque, était en effet semblable à celle trouvée sur le terrain.

Variation de la sex ratio au moment des mues imaginales.

Si dans nos élevages la sex ratio est normale lorsque l'on considère l'ensemble des individus adultes obtenus et qu'elle ne varie pas significativement durant

l'année, il n'en est pas de même si l'on calcule celle-ci journellement durant le temps séparant la sortie des premiers et des derniers adultes issus d'œufs pondus le même jour.

En étudiant le développement de 323 œufs récoltés le même jour dans nos élevages et ayant donné 268 adultes dont 126 ♂ et 148 ♀, nous constatons à priori que cette descendance présente une sex ratio normale de 47,5% de mâles (intervalle de confiance: 41 à 53%). Cependant comme les mues imaginales des adultes issus de ces pontes simultanées ne sont pas synchrones, nous pouvons faire un relevé journalier de l'apparition des adultes en appelant t_0 le jour de la première mue.

Nous observons ainsi (fig. 29 et 30) pour les mâles deux maximums de sorties, l'un au temps t_0 qui dure 24 heures et l'autre 4 à 5 jours plus tard, alors que chez les femelles nous n'observons qu'un maximum de sorties entre le deuxième et le troisième jour.

Ce phénomène joue probablement un rôle compensateur chez les mâles vis-à-vis de leur plus grande fragilité et surtout de leur développement sexuel plus rapide, de manière à ce qu'il y ait un maximum de mâles actifs au moment où les femelles sont fécondables.

IV. CYTOLOGIE

a. La formule chromosomique des Lonchopteridae.

Les espèces bissexuées du genre *Lonchoptera* qui ont fait l'objet jusqu'ici d'une analyse caryologique sont les suivantes: *L. occidentalis* (Stalker, 1956), *lutea* (Guénin et Stocker, 1961), *fallax* et *tristis* (Baud, 1970). Toutes se révèlent posséder la même garniture chromosomique: leur nombre diploïde est de 6; les quatre plus grands éléments ont un centromère de position médiane; les deux plus petits sont submétacentriques et correspondent à des hétérochromosomes, ce que révèle l'étude de la meïose (fig. 31 et 32). Une comparaison entre les caryotypes mâle et femelle montre que l'on est en présence d'une digametie mâle du type XY, de même que chez la plupart des Diptères, et que le chromosome Y est de plus faible dimension que l'X.

Les deux espèces parthénogénétiques, *L. furcata* et *L. dubia*, identiques chromosomiquement, s'écartent des formes bissexuées par le fait qu'elles ne possèdent qu'un nombre diploïde de 4 chromosomes dont deux sont métacentriques et les deux autres acrocentriques (Guénin et Stocker, 1961; Stalker, 1956).

Il apparaît de ces observations qu'il n'est pas possible de comprendre par quel mécanisme la garniture chromosomique des espèces bissexuées est devenue celle des formes parthénogénétiques. Quoi qu'il en soit la seule constatation que ces dernières renferment un nombre diploïde de chromosomes inférieur à celui

des premières montre que l'on ne se trouve pas ici en présence de cas de parthénogenèse géographique au sens de VANDEL (1938), l'hypothèse de l'auteur français s'étant déjà révélée fragile en constatant que l'existence d'une race bissexuée de *L. furcata* était douteuse.

Un autre fait évident est à remarquer: les formes du Nouveau Monde sont chromosomiquement identiques à celles de l'Europe; la différenciation des espèces ne s'est donc pas traduite par des modifications morphologiques touchant le stock chromosomique.



FIG. 31-32.

Métaphases spermatogoniales de *L. fallax* (fig. 31) et *L. tristis* (fig. 32).

b. LA RESTAURATION DU NOMBRE CHROMOSOMIQUE DE L. FURCATA.

L'examen des processus de l'ovogenèse chez *L. furcata* ainsi que celui de *L. lutea* que nous avons entrepris en vue d'une comparaison entre une forme bissexuée et la forme parthénogénétique s'est révélé techniquement difficile. En effet les méthodes de fixation des œufs telles qu'elles sont pratiquées usuellement ne nous ont pas donné les résultats que l'on pouvait espérer. Nous avons dû rejeter le matériel traité au Bouin-Allen, au Dubosc-Brasil et au Petrunkewitsch, ces liquides ne conservant pas suffisamment bien les composants cytoplasmiques et nucléaires. Nous n'avons retenu que les images obtenues après une fixation au Kahle et une coloration à la fuchsine basique de Feulgen, selon le procédé habituel, suffisantes pour l'interprétation des stades de la meïose bien que d'une qualité que l'on aurait désiré meilleure en vue d'une analyse plus fine.

Les ovaires des deux espèces, qui sont de type polytrophe et qui se composent chacun de 8 à 10 ovarioles disposés en grappe, évoluent tardivement: ce n'est que 24 à 36 heures après l'ecdysis que s'observent les premières phases d'accroissement. Les cellules folliculaires et les cellules nourricières de chaque ovocyte de premier ordre persistent jusqu'au moment du passage de la future cellule sexuelle dans l'oviducte. Leur degré progressif de dégénérescence nous a facilité l'établisse-

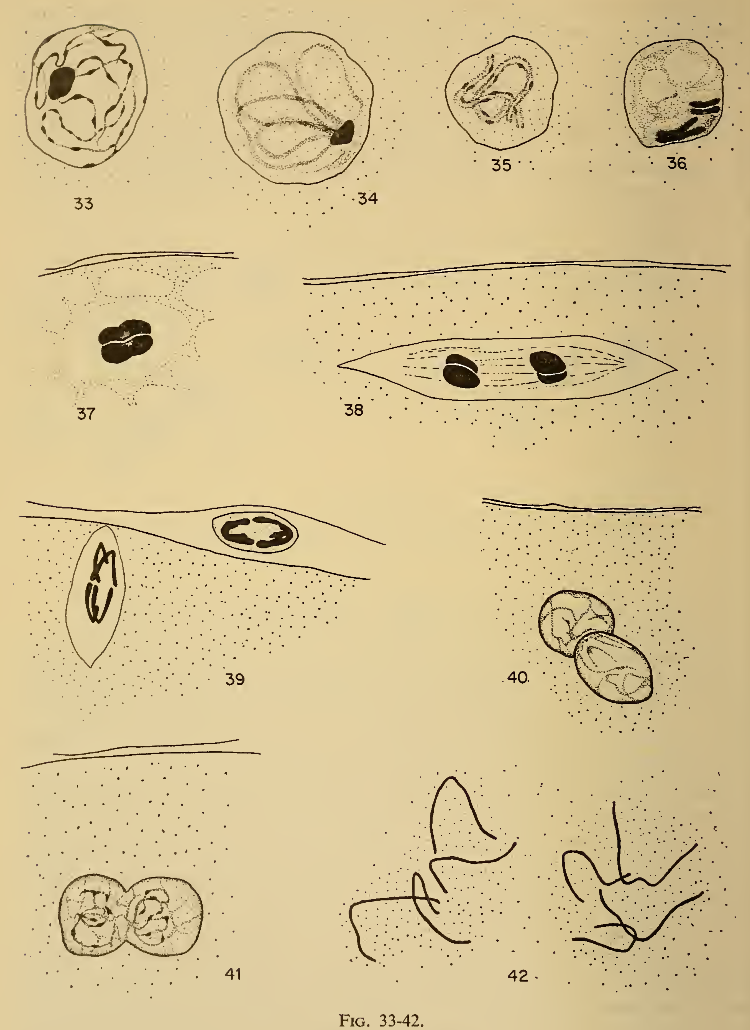


FIG. 33-42.

L. furcata, ovogenèse.

Leptoténie (33); zygotènie (34); pachytènie (35); diacinèse (36); métaphase I, 2 bivalents (37); anaphase I (38); anaphase II et polocyte I, 2 dyades (39); pronucleus et polocyte II prêts à fusionner (40); fusion du pronucleus et du polocyte II (41); métaphase de 2 divisions de segmentation (2n = 4) (42).

ment d'une chronologie suffisamment précise de l'évolution des ovocytes même dans les cas relativement fréquents où se manifestait une rétention dans la ponte.

La phase d'accroissement se déroule selon le schéma classique de l'ovogenèse aussi bien chez l'espèce parthénogénétique que chez la forme bissexuée (fig. 33-36 et 43) avec un appariement zygotène évident des chromosomes homologues. Les premières divisions de maturation (fig. 37-38 et 44-45) comprennent deux bivalents chez *L. furcata* et trois chez *L. lutea*, et s'achèvent par la formation du 1er polocyte.

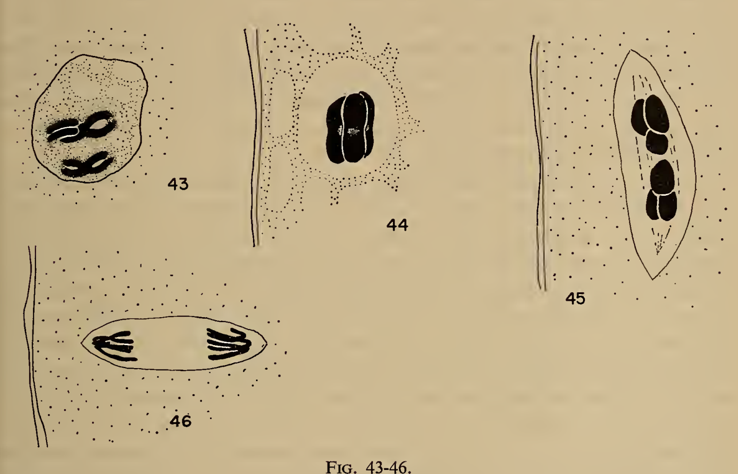


FIG. 43-46.

L. lutea, ovogenèse.

Diacinèse (43); métaphase I, 3 bivalents (44); anaphase I (45); anaphase II (46).

Les deuxièmes divisions maturatives se réalisent respectivement avec deux et trois dyades (fig. 39 et 46). Chez *lutea* se constitue un second globule polaire, alors que chez *furcata* les deux noyaux nouvellement formés s'écartent plus ou moins l'un de l'autre sans quitter la zone de cytoplasme actif, pour se rapprocher ensuite et fusionner (fig. 40 et 41). La régulation du nombre chromosomique de l'espèce parthénogénétique se réalise au sens de NARBEL-HOFSTETTER (1964) par l'union du polocyte II avec le pronucleus de l'ovotide. Les premières divisions de segmentation montrent en effet des métaphases comprenant quatre chromosomes (fig. 42). Cette régulation chez *L. furcata* serait semblable à celle que STALKER (1956) admet pour *L. dubia.*

V. DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

L'état actuel de nos connaissances sur les Lonchopteridae soulève des problèmes d'ordre taxonomique.

Lonchoptera dubia, espèce du Nouveau Monde décrite par CURRAN (1934) et dont on n'a jamais observé de mâles est considérée par HARDY (1952) et STUCKENBERG (1963) comme synonyme de *L. furcata*, le second de ces auteurs ayant même comparé des individus de cette espèce d'origine européenne avec un paratype de *L. dubia*. Or, il se trouve que *L. dubia* présente une parthénogenèse qui, si l'on se réfère aux hypothèses de STALKER (1956), pourrait être de même type que celle que nous avons étudiée chez *furcata*, constatation qui serait en faveur d'une synonymie entre ces deux formes.

Cette remarque nous pose ainsi le problème de l'existence des mâles chez *L. furcata*. De fait si cette espèce et sa sœur nord-américaine sont bien synonymes, nous serions en présence d'une forme de Lonchoptera dont on trouverait des femelles sous toutes les latitudes et dont on ne connaîtrait que 34 mâles: 17 provenant de Grande-Bretagne tous décrits par COLLIN (1938) et 17 autres trouvés par divers auteurs et que VANDEL (1938) recense ainsi: 3 d'Europe, 7 d'Amérique du Nord et 7 de Sibérie orientale. Cependant les individus de Grande-Bretagne sont absolument différents des autres. En effet l'armature génitale des mâles de *L. furcata* selon DE MEIJERE (1906) et CZERNY (1934) correspond à celle de *L. meijerei* Collin, donnée par K. G. V. SMITH (1969), alors que Collin ainsi que Stuckenberg et K. G. V. Smith désignent sous le nom de *L. furcata* des mâles dont l'hypopyge est totalement différent, assez proche de *L. scutellata* Stein. Comme les deux premiers auteurs n'ont étudié que du matériel de l'est et du nord-est de l'Europe, que les seconds n'ont examiné que des individus capturés en Grande-Bretagne et que ni les uns ni les autres n'ont décrit l'armature génitale des femelles des espèces correspondantes, provenant de la même localité, il nous semble justifié de mettre en doute avec VANDEL l'existence de mâles de *L. furcata*, ceux mentionnés sous ce nom par ces auteurs devant probablement correspondre à une autre espèce.

Un autre problème qui se présente a trait à l'existence de sous-espèces. Chez *L. furcata* et *L. lutea* certains systématiciens ont cru reconnaître plusieurs sous-espèces en se référant aux différences de coloration que l'on observe entre certains individus. Nous avons nous-même remarqué dans la nature de telles différences. Cependant nous pouvons certifier que nous sommes en présence de variations purement somatiques et non génétiques. Chez *L. lutea*, des croisements d'insectes sauvages de couleurs différentes ou de couples foncés ont toujours abouti à des descendants identiques à l'espèce type décrite au chapitre II. Inversement, nous

obtenions des individus clairs ou foncés selon que les adultes des deux formes restaient entreposés durant les premières 72 heures suivant l'ecdysis dans un endroit sombre et humide ou au contraire en pleine lumière et dans une atmosphère plus sèche. Ces différentes colorations s'établissent sous l'influence du milieu où ont vécu les insectes, et ne justifient pas le statut de sous-espèce.

Enfin les deux formes parthénogénétiques du genre, *L. furcata* et *L. dubia*, présentent un taux de mortalité élevé que révèlent les élevages. Ce fait semble montrer, à l'encontre de ce que l'on admet généralement, que ces deux espèces sont plus fragiles, non seulement que les formes bissexuées, mais encore que celles se reproduisant selon le même mode qui paraissent bien adaptées à leur milieu. Si la mortalité totale durant le développement de *L. lutea* a pu être réduite à moins de 15%, celle de *L. furcata*, malgré les grandes précautions que nous avons prises, n'a jamais pu être ramenée au-dessous de 20% et demeurait à une moyenne de près de 24 à 25% durant l'année. Or dans ses élevages de *L. dubia*, STALKER (1956) constate environ un quart de mortalité dans la descendance. Pour expliquer ce phénomène, il suppose que « les quatres noyaux haploïdes, issus des deux divisions de maturation, ne fusionnent pas au hasard et que cette mortalité de 25% représenterait des homozygotes produits par la fusion des noyaux issus de la seconde division de maturation ou dûs à des crossing-over et à la fusion d'un descendant de chacune des deux divisions réductionnelles », phénomènes qu'il a observé avec une égale fréquence en 1954 chez *Drosophila parthenogenetica* Stalker (Diptera, Drosophilidae) et que SPRACKLING (1960) a tenté de vérifier. Le taux de mortalité que nous avons trouvé pourrait être déterminé par le même processus chez *L. furcata* où se manifeste ainsi une parthénogenèse du type *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae), dont le cas a été étudié par THOMSEN (1927) et repris par SUOMALAINEN (1950), et dans lequel le rétablissement du nombre diploïde est obtenu par la fusion du pronucleus avec le deuxième polocyte.

Cependant il se pourrait que la létalité que nous avons constatée soit aussi due à certaines conditions de nos élevages qui ne seraient pas adaptées complètement à des exigences biologiques, pour l'instant inconnues, de l'espèce parthénogénétique.

RÉSUMÉ

Le présent travail traite de la biologie et de la cytologie de cinq espèces du genre *Lonchoptera* (Dipt.), plus particulièrement de *L. furcata*, espèce parthénogénétique et une forme voisine bissexuée *L. lutea*. Il conduit aux constatations suivantes:

— Une étude sur le terrain a permis de définir l'habitat des espèces de nos régions et de décrire certaines variations morphologiques caractéristiques des mâles et

des femelles des différentes formes, ainsi que la morphologie de leurs larves, mal connues ou inconnues jusqu'ici.

— L'analyse numérique des captures a montré que la proportion des sexes chez *L. lutea* présente un deséquilibre marqué en faveur des femelles, alors que la sex ratio des autres espèces bissexuées semble proche de la normale.

— Chez *L. furcata*, l'influence de la température sur l'activité des mouches telle qu'elle apparaît dans la nature se traduit par un déplacement des populations en direction des zones d'ombre dès que la chaleur au sol dépasse 21° à 22° C.

— L'auteur a pu réaliser en laboratoire un élevage de plusieurs générations de *L. furcata*, espèce parthénogénétique, ainsi que de *L. lutea*, forme bissexuée, de manière à définir les caractéristiques du développement de ces espèces et de disposer d'un matériel favorable à l'étude caryologique.

— Il a été possible de constater l'existence de 6 stades larvaires et de préciser leur durée. Il s'avéra cependant impossible de réduire la mortalité totale moyenne de *L. lutea* à moins de 15% et celle de *L. furcata* à moins de 24% à 25%. Cette létalité se manifeste avec une importance différente selon les stades chez ces deux espèces.

— En laboratoire la sex ratio a toujours été normale; le déséquilibre observé dans la nature semble provenir d'une différence de durée de vie entre les mâles et les femelles, celles-ci vivant pratiquement deux fois plus longtemps que ceux-là.

— Les fluctuations saisonnières observées dans la nature se retrouvent en laboratoire. A la diminution du nombre de captures durant l'hiver correspond une baisse du rendement des élevages durant cette saison, par la réduction des pontes, l'augmentation de la létalité aux différents stades larvaires et le raccourcissement de la durée de vie des adultes.

— L'étude cytologique a montré que les espèces bissexuées ont un même caryotype, présentant toutes un nombre diploïde de 6 chromosomes, 4 métacentriques et 2 submétacentriques. La forme parthénogénétique possède un nombre chromosomique de 2N = 4, semblable en cela à *L. dubia*, espèce parthénogénétique nord-américaine que certains auteurs veulent mettre en synonymie avec *L. furcata*.

— Chez *L. furcata*, la restitution du nombre diploïde s'opère par fusion du pronucléus avec le polocyte II selon un processus semblable à celui que l'on rencontre chez d'autres insectes et plus spécialement chez *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae).

Si durant de longues années les chercheurs se sont posé la question de l'existence de mâles de *L. furcata*, il ne fait plus aucun doute maintenant que cette forme se reproduit par parthénogenèse thélytoque constante et que les mâles décrits doivent appartenir à d'autres espèces.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit behandelt Biologie und Zytologie von fünf Arten der Gattung *Lonchoptera* (Dipt.) mit besonderer Berücksichtigung der parthenogenetischen Art *L. furcata* und der verwandten sich normal vermehrenden *L. lutea*. Die Untersuchungen führten zu folgenden Feststellungen:

— Die Feldarbeit erlaubte die Feststellung der Habitate der hiesigen Arten und die Beschreibung gewisser morphologischer Variationen, die für die Männchen und Weibchen der verschiedenen Arten charakteristisch sind. Darüber hinaus wurde die Beschreibung der Morphologie der Larven möglich, die bislang ungenügend oder nicht bekannt war.

— Die numerische Analyse der Freilandfänge zeigte, dass die sex ratio bei *L. lutea* ein Übergewicht der Weibchen aufweist, während sie bei den übrigen sich normal vermehrenden Arten nahezu ausgeglichen zu sein scheint.

— Der Einfluss der Temperatur auf die Aktivität von *L. furcata* macht sich im Freiland dadurch bemerkbar, dass die Populationen schattige Zonen aufsuchen, sobald die Temperatur in der Sonne 20 bis 22° C übersteigt.

— *L. furcata* wie auch *L. lutea* wurden über mehrere Generationen im Labor gezüchtet, um die Besonderheiten in der Entwicklung dieser beiden Arten festzustellen und um über günstiges Material für die zytologische Untersuchung zu verfügen.

— Es konnten 6 Larvenstadien festgestellt und deren Dauer präzisiert werden. Unmöglich war es jedoch, die Mortalität von *L. lutea* auf weniger als 15% und die von *L. furcata* auf weniger als 24% bis 25% herabzusetzen. Diese Sterblichkeit manifestierte sich bei den einzelnen Stadien der beiden Arten mit verschiedener Stärke.

— Unter Laborbedingungen wies die sex ratio ein Gleichgewicht auf; das in der Natur beobachtete Missverhältnis scheint auf eine unterschiedliche Lebensdauer der beiden Geschlechter zurückzugehen: die Weibchen leben fast doppelt so lang wie die Männchen.

— Die im Freiland festgestellten jahreszeitlichen Schwankungen treten auch im Laboratorium auf. Der verringerten Zahl der Fänge während des Winters entspricht ein herabgesetzter Ertrag unserer Zuchten während dieser Jahreszeit, hervorgerufen durch verminderte Eiablagen, durch eine erhöhte Mortalität in den einzelnen Larvenstadien und durch eine verkürzte Lebensdauer der Adulti.

— Zytologisch zeigten die sich normal vermehrenden Arten den gleichen Karyotyp mit einer diploiden Zahl von 6 Chromosomen, 4 metazentrischen und 2 submetazentrischen. Die parthenogenetische Art besitzt eine Chromosomenzahl

von 2N = 4, ähnlich der von *L. dubia*, einer nordamerikanischen parthenogenetischen Art; manche Autoren setzen *L. furcata* und *L. dubia* in Synonymie.
- Die Wiederherstellung der Diploidie bei *L. furcata* erfolgt durch Fusion des Pronucleus mit dem Polocyt II nach einem Vorgang, wie er ähnlich bei anderen Insekten und besonders bei *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae) auftritt.

Wenn sich durch lange Zeit die Frage nach der Existenz der Männchen von *L. furcata* erhalten hatte, so kann jetzt kein Zweifel mehr bestehen, dass sich diese Art durch konstante thelytoke Parthenogenese fortpflanzt; die als *L. furcata* beschriebenen Männchen müssen zu anderen Arten gestellt werden.

Summary

The present paper deals with the biology and cytology of five species of the genus *Lonchoptera* (Dipt.), and more particularly with *L. furcata*, which is a parthenogenetic species, and *L. lutea* a related forme in which both sexes are represented.

The following results are obtained:

- A field study enabled the author to define the habitat of the various species of our regions; certain morphological variations of the males and the females of different forms are described, as well as the morphology of their larva, which were not, or were imperfectly, known before.
- The numerical analysis has shown that the females are markedly more numerous than the males in *L. lutea*, while the sex ratio lies close to the normal in the other bi-sexed species.
- In *L. furcata* the influence of the temperature, as it appears in nature, causes a shifting of the populations towards the zones of shade, as soon as the temperature on the soil exceeds 21-22° C.
- The author has realized the laboratory breeding of several generations of the parthenogenetic species *L. furcata*, and also of the sexed species *L. lutea* in order to define the characteristics of the development of these species, and also in order to obtain suitable material for the caryological examination.
- It has been possible to detect the existence of 6 larval stages and to determine their duration. It appeared impossible to reduce the mortality to less than 15% in *L. lutea* and to less than 24-25% in *L. furcata*. This mortality is evident with a different importance according to the larval stages in these two species.
- Under laboratory conditions, the sex ratio has always been normal; the unequality observed in wild populations seems to result from a difference in

life-span between males and females, the latter living practically twice as long as the former.

— The seasonal fluctuations observed in nature are also evident in the laboratory, A reduction of the production in vitro during winter, corresponds to the diminution of the catch in the nature. At this time, there is a reduction in the egg-laying, a raise of the mortality in the different larval stages and a shortening of the life in the adults.

— The cytological study has shown that the bi-sexed species have a similar caryotype, all of them presenting a diploid number of 6 chromosomes; 4 metacentric and 2 submetacentric. The parthenogenetic form has a chromosome number of 2N = 4, similar to *L. dubia*, which is another parthenogenetic species of North America, considered by various authors as a synonyme of *L. furcata*.

— In *L. furcata* the restitution of the diploid number occurs by fusion of the pronucleus with the polocyte II, by a processus similar to the one encountered in other insects, and more especially in *Leucanium hesperidum* (Homoptera, Coccidae).

While during many years students were uncertain of the existence of males in *L. furcata*, there is no doubt at present, that this form reproduces by constant thelytoc parthenogenesis, and that the described males must belong to some other species.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSSON, H. 1966. The Swedish species of *Lonchoptera* Meig. (Dipt. Lonchopteridae), with lectotype designations. *Opusc. Ent.* 31: 77-80.

BAUD, F. 1970. Le développement post-embryonnaire de deux Diptères Musidoridés: *Musidora furcata* Fall. et *Musidora lutea* Panz. *Revue suisse Zool.* 77: 647-650.

COLLIN, J. E. 1938. The British species of *Lonchoptera* (Diptera). *Entomologist's mon. Mag.*, 74: 60-65.

CURRAN, C. H. 1934. The North American Lonchopteridae (Diptera). *Am. Mus. Novit.* 696: 1-7.

CZERNY, L. 1934. 30. Musidoridae (Lonchopteridae) in LINDER: *Die Fliegen der Palaearktischen Region.* Lfg, 83: 1-16; Stuttgart.

DE VOS-DE WILDE, B. 1935. Contribution à l'étude des larves de Diptères Cyclorrhaphes, plus spécialement des larves d'Anthomyides. *Thèse, Amsterdam.*

DUDA, O. 1927. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Lonchoptera* Meigen (Dipt.). *Konowia* 6: 88-99.

Enderlein, G. 1936. Zweiflügen, Diptera. In: *Tierwelt Mitteleuropas Insecten*, 3. *Teil.* 6. Lfg, 2; *Leipzig.*

Guénin, H. A. et B. Stocker. 1961. Quelques caractéristiques biologiques et cytologiques de deux Diptères du genre *Musidora : M. lutea* Panz. et *M. furcata* Fall., l'une bissexuée et l'autre parthénogénétique. *Revue suisse Zool.* 61: 193-196.

Hardy, D. E. 1952. Additions and corrections to Bryan's Check List of the Hawaiian Diptera. *Proc. Hawaii. Ent. Soc.* 14 (3): 458.

Harrison, R. A. 1950. Occurence of *Lonchoptera dubia* Curran in New Zealand (Diptera: Lonchopteridae). *Trans. R. Soc. N.Z.* 78: 449-450.

Lindner, E. 1934. Die Fliegen der palaearktischen Region. *Stuttgart.*

Lubbock, Sir J. 1862. On the Development of *Lonchoptera. Trans. ent. Soc. Lond.* (3) 1: 338-344.

Lundbeck, W. 1916. Diptera Danica, Part V. Lonchopteridae, Syrphidae. *Copenhagen.*

Meigen, J. W. 1800. Nouvelle Classification des Mouches à deux Ailes, (Diptera L.). *Paris.*

Meigen, J. W. 1803. Versuch einer GattungsEintheilung der europäischen zweiflügligen Insekten. *Magazin Insektenk. (Illiger)* 2: 259-281.

Meigen, J. W. 1824. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügelingen Insekten. 4. *Aachen und Hamm.*

Meijere, J. C. H. de. 1901. Über die Larve von *Lonchoptera. Zool. Jb. (Syst.)* 14: 87-132.

Meijere, J. C. H. de. 1906. Die Lonchopteren des palaearktischen Gebietes. *Tijdschr. Ent.* 49: 44-98.

Melville, R. V. 1960-1961. Report on Mr. C. W. Sabrosky's proposal for the suppression under the plenary powers of the pamphlet entitled „ Nouvelle Classification des Mouches à deux Ailes " by J. W. Meigen 1800. Z.N. (S.), 191. *Bull. Zool. Nom.* 18 (1): 9-64.

Narbel-Hofstetter, M. 1964. Les altérations de la meïose chez les animaux parthénogénétiques. *Protoplasmatologia* 6 (2): 1-163.

Osten Sacken, C. R. 1878. Catalogue of the describe Diptera of North America. *Smithson. misc. Collns.*, n° 270: 118.

Osten Sacken, C. R. 1896. Preliminary notice of a subdivision of the Suborder Orthorrhapha Brachycera (Dipt.) on chaetotactic principles. *Berl. ent. Z.* 41 (4): 365-373.

Rapp, W. F. et W. E. Snow. 1945. Catalogue of the Lonchopteridae of the world. *Bull. Brooklyn ent. Soc.* 40 (3): 81-83.

Schiner, J. R. 1862. Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera). I. Theil. *Wien.*

Smith, K. G. V. 1969. Handbooks for the identification of British Insects. Diptera Lonchopteridae. *R. ent. Soc. Lond.*, 10 (2): 1-9.

Sprackling, L. S. 1960. The chromosome complement of the developing eggs produced by *Drosophila parthenogenetica* Stalker virgin females. *Genetics* 45: 243-256.

Stalker, H. D. 1954*a*. Parthenogenesis in *Drosophila. Genetics* 39: 4-34.

Stalker, H. D. 1954*b*. Banded polytene chromosomes in the ovarian nurse cells. *J. Hered.* 45: 259-264.

Stalker, H. D. 1956. On the evolution of parthenogenesis in *Lonchoptera* (Diptera). *Evolution* 10: 345-359.

Stuckenberg, B. R. 1963. The genus *Lonchoptera* Meigen in Southern Africa (Diptera: *Lonchopteridae*). *J. ent. Soc. Sth. Afr.* 26: 128-143.

Suomalainen, E. 1950. Parthenogenesis in animals. *Adv. Genet.* 3: 193-253.
Thomsen, M. 1927. Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden. *Z. Zellforsch.* 5: 1-116.
Vandel, A. 1938. La parthénogenèse géographique. III. Sur quelques cas de parthénogenèse géographique observés chez les Diptères. *Trav. Stn zool. Wimereux* 13: 691-698.
Whitten, J. M. 1956. The tracheal system of the larva of *Lonchoptera lutea* Panzer (Diptera: Lonchopteridae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A) 31: 105-108.

Adresse de l'auteur :

Muséum d'Histoire naturelle
Case postale 284
CH-1211 Genève 6
Suisse.